



**EVOLUZIONE DELLE PIANTE
TERRESTRI - 6cfu - A.A.2022-23**

EV C3-5

Tecnologie agrarie



Campbell – Meccanismi dell'evoluzione e origini della diversità

Specie e speciazione
Storia della vita sulla Terra
La filogenesi e l'albero della vita

Capitoli 3 - 5

Docente: C. Colacino

Il “mistero dei misteri”

- Nelle isole Galápagos, Darwin scoprí piante e animali che non erano presenti in nessuna altra parte della Terra.

Cormorano attero delle Galápagos





Tartaruga gigante delle Galápagos, un'altra specie unica di queste isole

Concetti e termini chiave

- **Speciazione**, il processo attraverso il quale una specie si trasforma in due o piú specie differenti, è il punto focale della teoria evolutiva.
- **Microevoluzione**, consiste di variazioni nella frequenza allelica nelle popolazioni nel corso del tempo.
- **Macroevoluzione**, fa riferimento al quadro generale di cambiamento al di sopra del livello di specie.
- La speciazione costituisce un ponte concettuale tra microevoluzione e macroevoluzione.

Animazione: Macroevoluzione

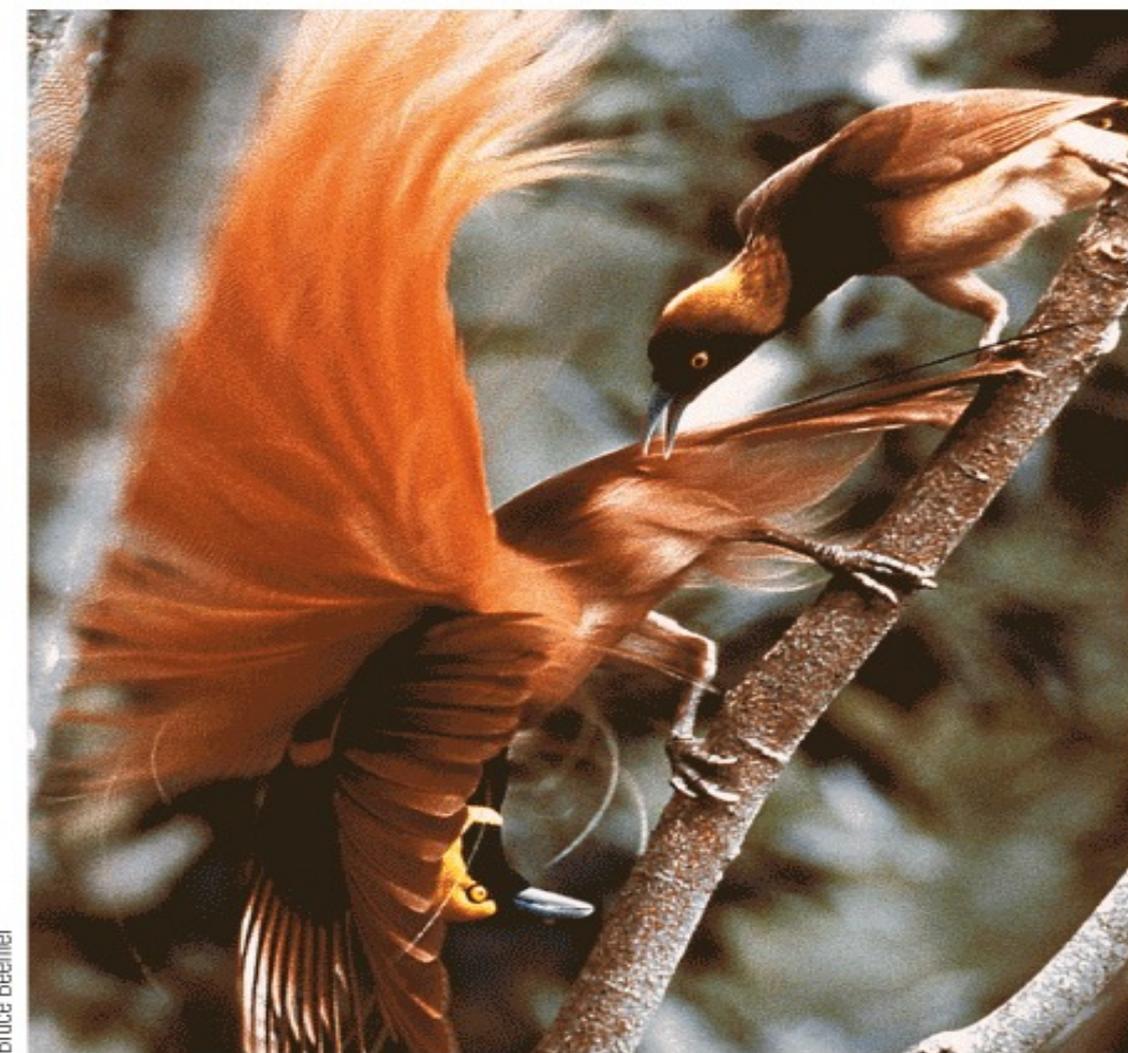


**Copyright © 2001 by Benjamin Cummings,
an imprint of Addison Wesley**

Ernst Mayr

Uccelli del paradiso Papua–Nuova Guinea

*Corrispondenza tra
sistematica scientifica e
sistematica dei nativi*



ORAUCE BERENICE

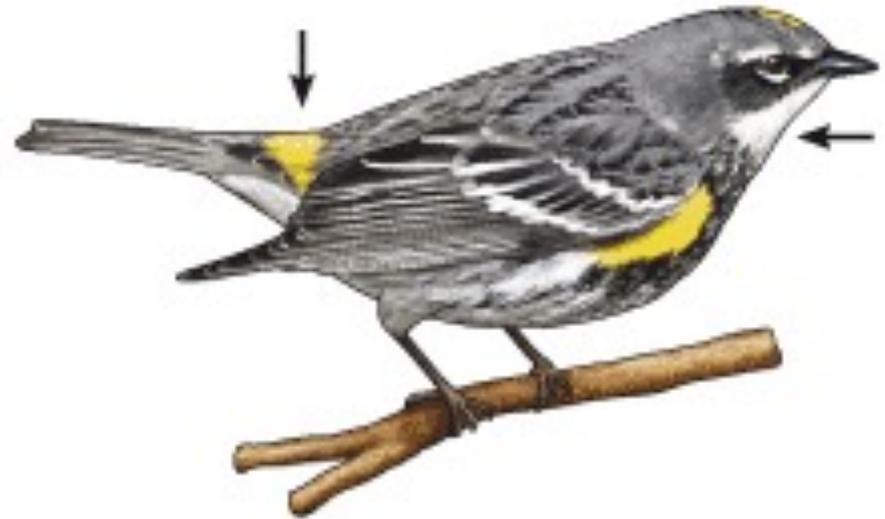
Figura 21.1

Gli uccelli del paradiso. Un esemplare maschio di uccello del paradiso del marchese De Raggi (*Paradisaea raggiana*) ha palesemente attirato l'attenzione di una femmina (l'uccello più piccolo e meno colorato) con il suo vistoso piumaggio e il suo atteggiamento baldanzoso. Esistono 43 specie note di uccello del paradiso, 35 delle quali si trovano solo in Nuova Guinea.

Concetto di Specie morfologica (o fenetica)



Dendroica golagiabella



Dendroica groppone giallo

Figura 21.2

Caratteristiche diagnostiche. La dendroica golagiabella (*Dendroica dominica*) e la dendroica groppone giallo (*Dendroica coronata*) possono essere distinte dal colore delle piume sulla gola e sul codione.

specie biologica

*Gruppi di popolazioni naturali
interfeconde riproduttivamente isolate da
altri gruppi simili*

(E. Mayr).

*Queste costituiscono quindi il piú grande pool genetico
possibile in condizioni naturali. Il flusso genetico tra
tali popolazioni “mantiene” la specie insieme...*

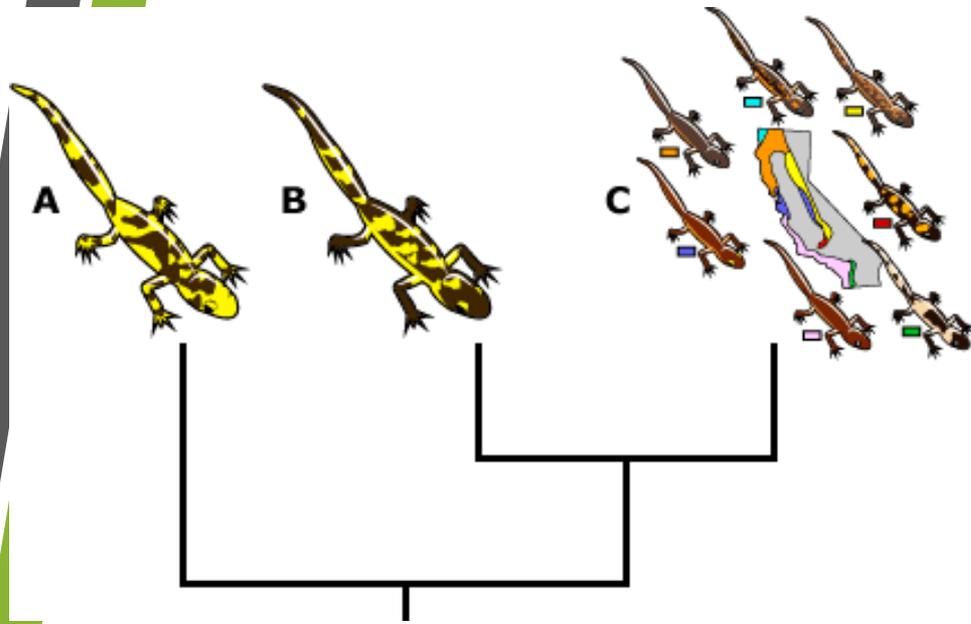


(a) Somiglianze tra specie diverse. L'allodola americana orientale (*Sturnella magna*, a sinistra) e l'allodola americana occidentale (*Sturnella neglecta*, a destra) mostrano un aspetto e una colorazione molto simili. Tuttavia, questi volatili sono considerati specie biologiche diverse dal momento che la diversità dei loro canti e di altri comportamenti risulta in grado di impedire il loro incrocio anche qualora questi animali vengano in contatto in ambiente naturale.

Figura 3.2 Il concetto di specie biologica si basa sull'interfecondità piuttosto che sulle somiglianze fisiche.

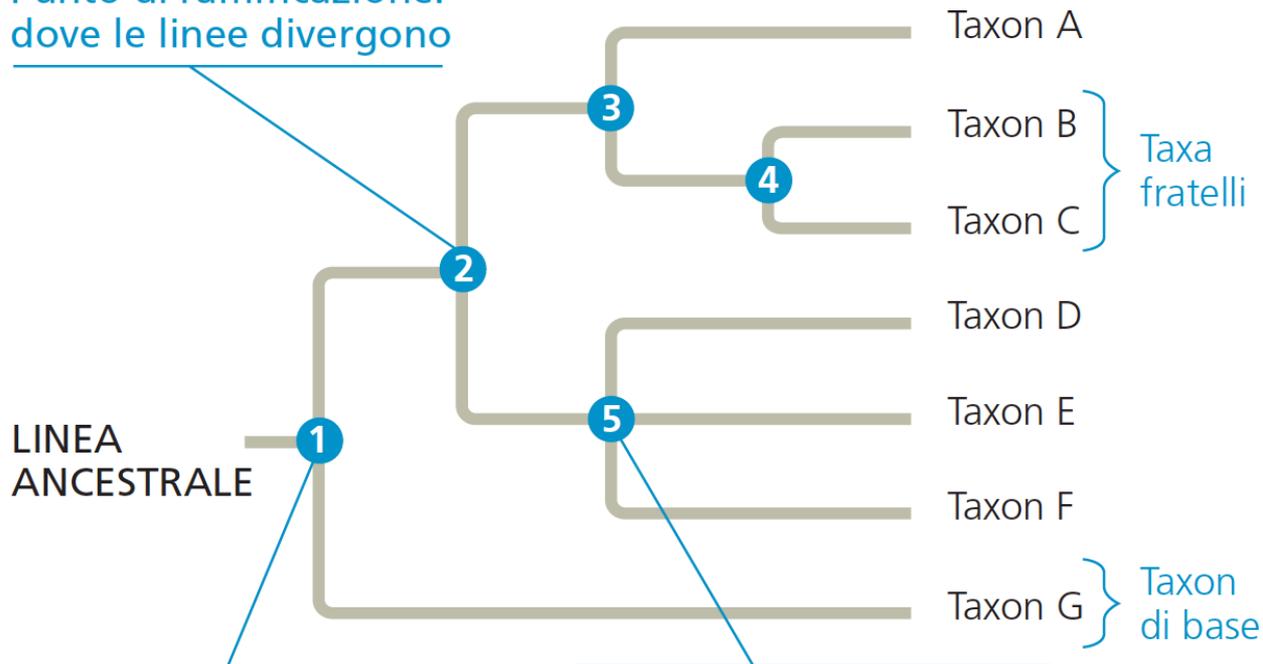


specie filogenetica



Basato sulla ricostruzione dell'albero evolutivo della popolazione, la specie filogenetica è costituita dal raggruppamento delle popolazioni in posizione terminale (la specie è costituita dal più piccolo gruppo di popolazioni che condividono una storia evolutiva recente, cioè che condividono un antenato comune).

Punto di ramificazione:
dove le linee divergono



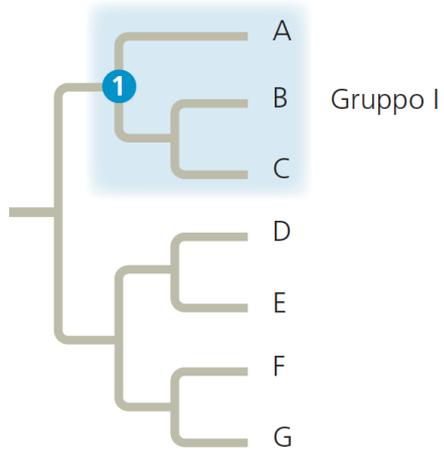
Questo nodo rappresenta il più recente antenato comune dei taxa A-G.

Questo nodo indica una politomia: un quadro dubbio di divergenza.

Figura 5.5 Interpretazione di un albero filogenetico.

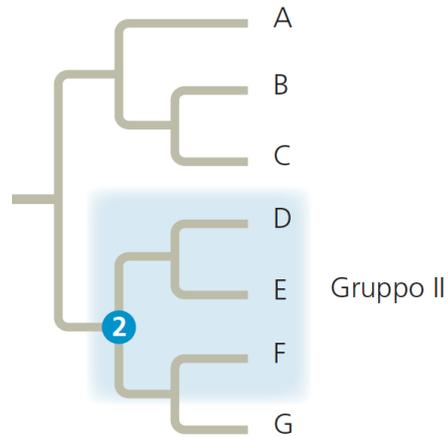
DISEGNA *Ridisegnate questo cladogramma ruotando le diramazioni attorno ai punti di ramificazione 2 e 4. La nuova versione dell'albero filogenetico può suggerire una diversa storia dei rapporti evolutivi fra taxa? Fornite una spiegazione.*

(a) Gruppo monofiletico (clade)



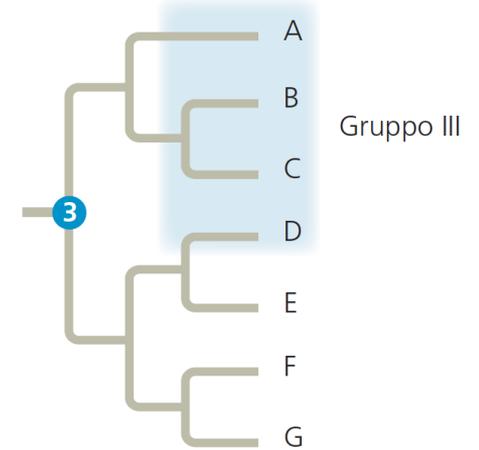
Il gruppo I, che comprende tre specie (A, B, C) e il relativo antenato comune ①, è un gruppo monofiletico (clade), ovvero è costituito da una specie ancestrale e da *tutti* i suoi discendenti.

(b) Gruppo parafiletico



Il gruppo II è parafiletico, ovvero consiste di una specie ancestrale ② e di alcuni discendenti di quest'ultima (specie D, E, F), ma non di tutti (la specie G è assente).

(c) Gruppo polifiletico



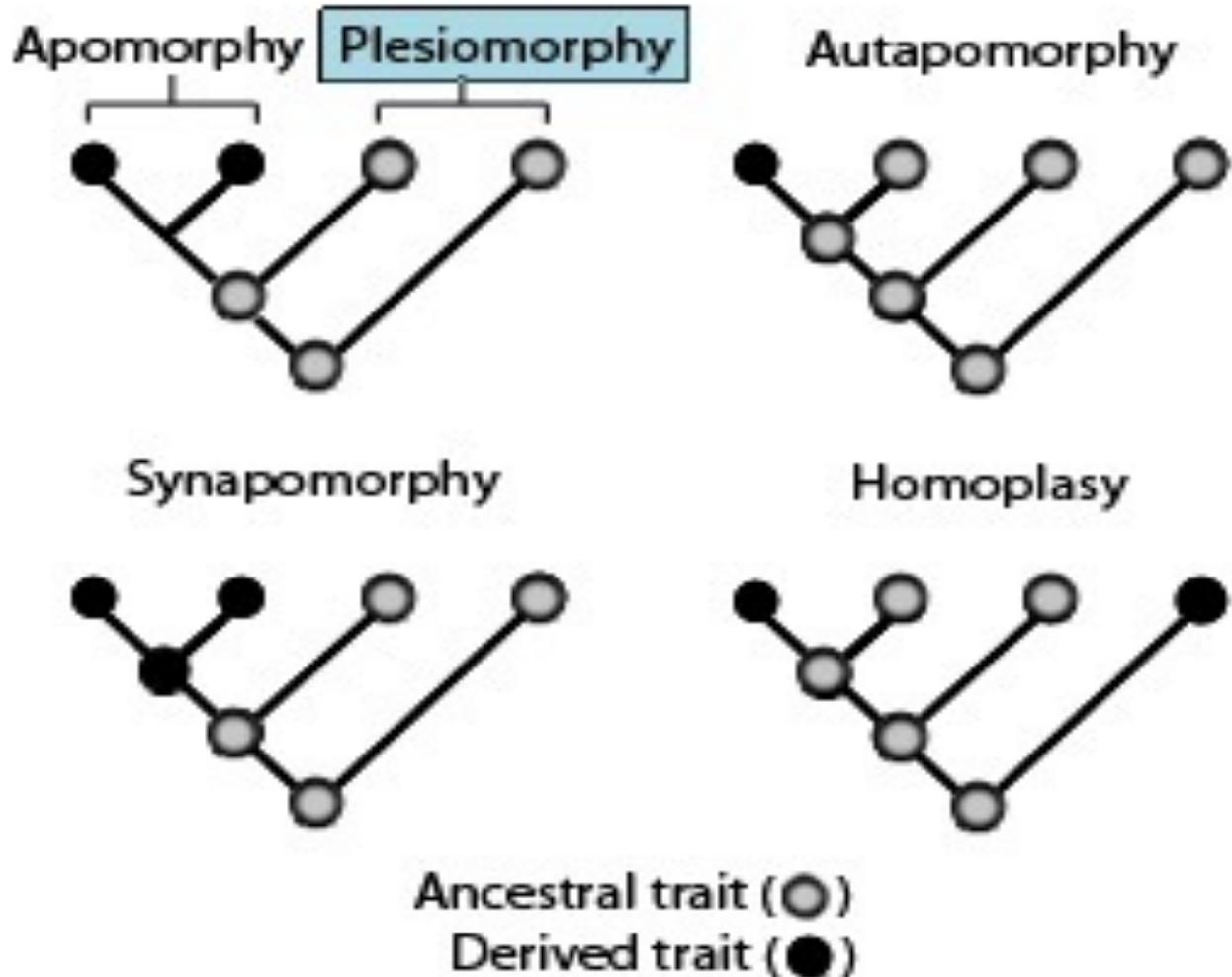
Il gruppo III è costituito da quattro specie (A, B, C, D) ed è polifiletico, ovvero l'antenato comune ③ dei suoi membri *non* fa parte del gruppo.

Figura 5.10 Gruppi monofiletici, parafiletici e polifiletici.

Simplesiomorfie e sinapomorfie

- In comparazione ai propri antenati un organismo presenta sia caratteri derivati che caratteri primitivi (ancestrali):
- Un **carattere ancestrale condiviso (simplesiomorfo)** è un carattere che si è originato in un taxon ancestrale
- Un **carattere derivato condiviso (sinapomorfo)** è una novità evolutiva unica per un particolare clado
- Un carattere può essere sia ancestrale che derivato in dipendenza del contesto

Apomorfia (omologia), plesiomorfia (carattere primitivo), autapomorfia (carattere derivato, novità evolutiva) e omoplasia (convergenza evolutiva, analogia)



Outgroup e ingroup

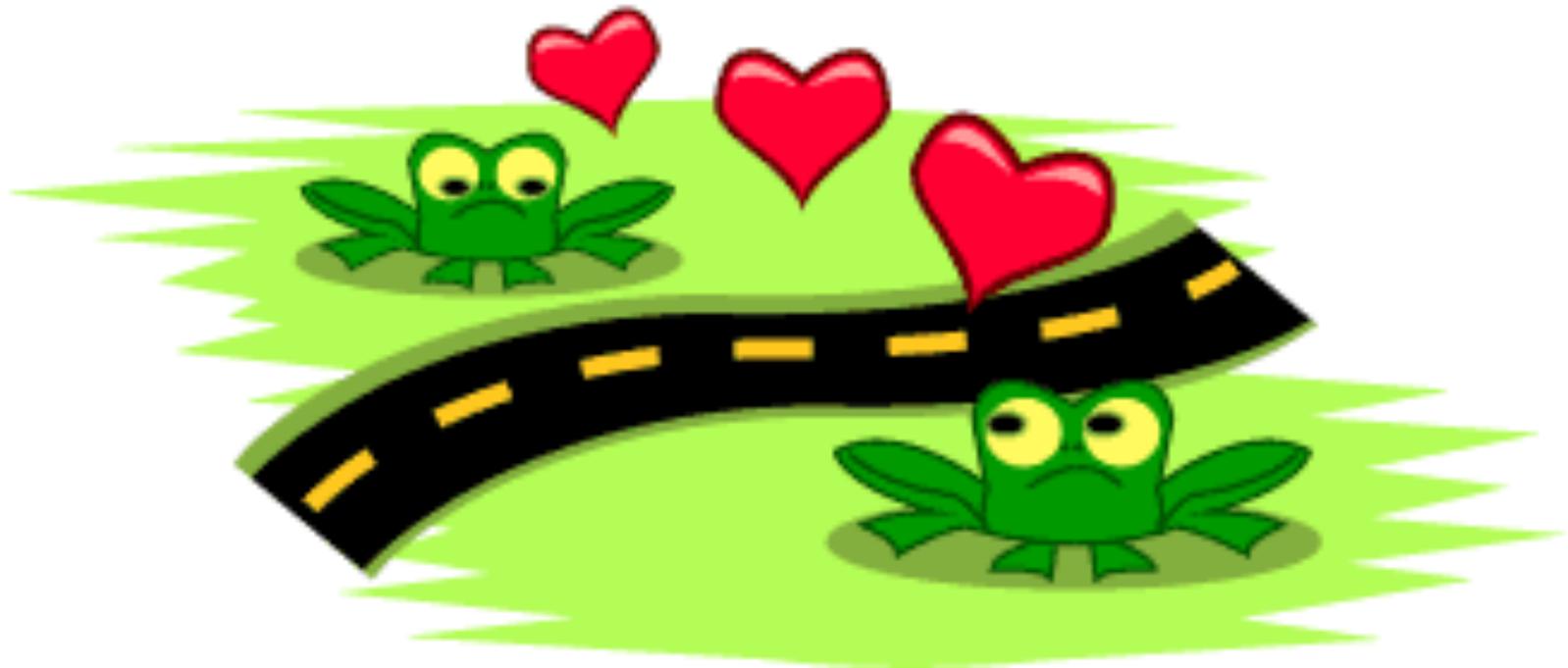
- Un **outgroup (gruppo esterno di riferimento)** è una specie o gruppo di specie che è strettamente correlato all'**ingroup**, le specie oggetto di studio (**gruppo di studio**)
- L'outgroup è un gruppo che si è differenziato prima dell'ingroup
- I sistematici confrontano ogni specie dell'ingroup con quelle dell'outgroup per differenziare tra i caratteri condivisi derivati e ancestrali

Massima parsimonia e massima probabilità

- **La massima parsimonia** assume che l'albero (cladogramma) che richiede il numero piú basso di eventi evolutivi (apparizione di caratteri condivisi derivati, apomorfie) è quello piú probabile (rasoio di Occam)
- **Massima probabilità** si basa sulle regole probabilistiche delle modalità di variazione del DNA nel tempo e assume che un albero che rifletta la piú probabile sequenza di eventi evolutivi sia ottenibile
- Programmi al computer sono utilizzati per la ricerca di alberi che siano parsimoniosi e probabili

Altri concetti di specie

Recognition species concept



Specie ecologica

- Il **concetto di specie ecologica** definisce le specie in relazione alla loro nicchia ecologica
 - Può essere applicato a specie con riproduzione sessuale ed asessuale ed enfatizza il ruolo della selezione diversificante
 - Molte definizioni di specie sono state proposte; l'utilità di ciascuna definizione dipende dalla situazione e dalle questioni che vengono poste

Isolamento riproduttivo

- **L'isolamento riproduttivo** è l'esistenza di fattori biologici (barriere) che impediscono ai membri di due specie diverse di riprodursi tra loro e di dare origine ad una prole vitale e fertile
- **Gli ibridi** sono la prole prodotta dall'incrocio tra individui di specie diverse
- L'isolamento riproduttivo può essere classificato sulla base del momento nel quale si manifesta, prima o dopo la fecondazione.

Tabella 21.1**Meccanismi di isolamento riproduttivo**

Tempistica
in relazione
alla fecondazione

Meccanismo

Modalità d'azione

Meccanismi
prezigotici
(prima che avvenga
l'accoppiamento)

Isolamento
ecologico

Le specie vivono
in habitat differenti

Isolamento
temporale

Le specie si accoppiano
in periodi differenti

Isolamento
comportamentale

Le specie non
possono comunicare

Isolamento
meccanico

Le specie non possono
fisicamente accoppiarsi

Isolamento
gametico

Sui gameti le specie
hanno dei recettori
reciprocamente
incompatibili

*Isolamento
riproduttivo 1*

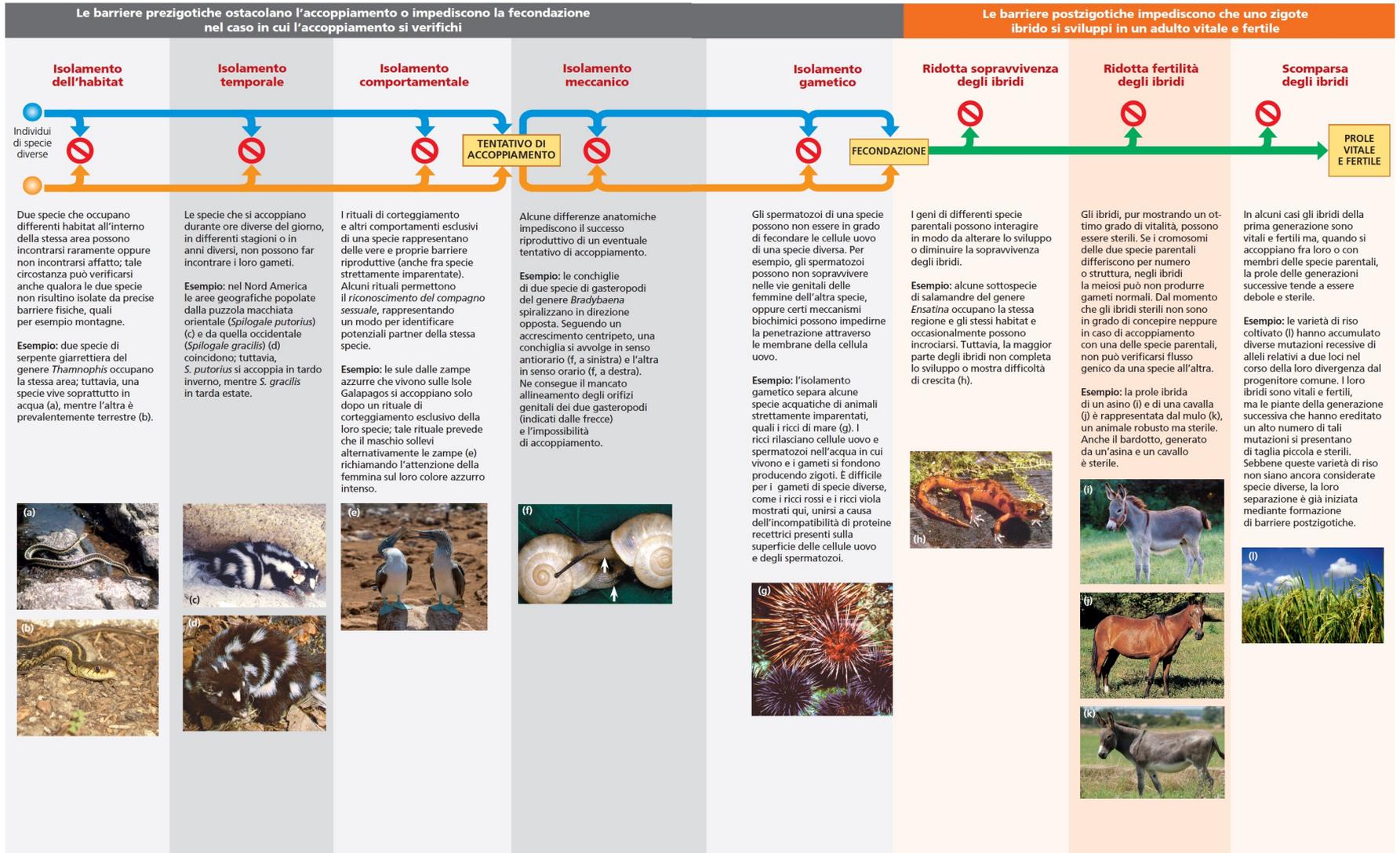
*Meccanismi
pre-zigotici*

Isolamento riproduttivo 2

Meccanismi post-zigotici

Meccanismi postzigotici (dopo che è avvenuto l'accoppiamento)	Bassa vitalità dell'ibrido	La progenie ibrida non completa lo sviluppo
	Sterilità dell'ibrido	La progenie ibrida non è in grado di produrre gameti
	Insuccesso dell'ibrido	La progenie ibrida ha ridotta sopravvivenza o fertilità

Figura 3.3 Esplorando Le barriere riproduttive



LEGENDA

- | | | | |
|---|-----------------------|---|-------------------------|
| 1 | <i>P. consimilis</i> | 6 | <i>P. consanguineus</i> |
| 2 | <i>P. brimleyi</i> | 7 | <i>P. ignitus</i> |
| 3 | <i>P. carolinus</i> | 8 | <i>P. pyralis</i> |
| 4 | <i>P. collustrans</i> | 9 | <i>P. granulatus</i> |
| 5 | <i>P. marginellus</i> | | |

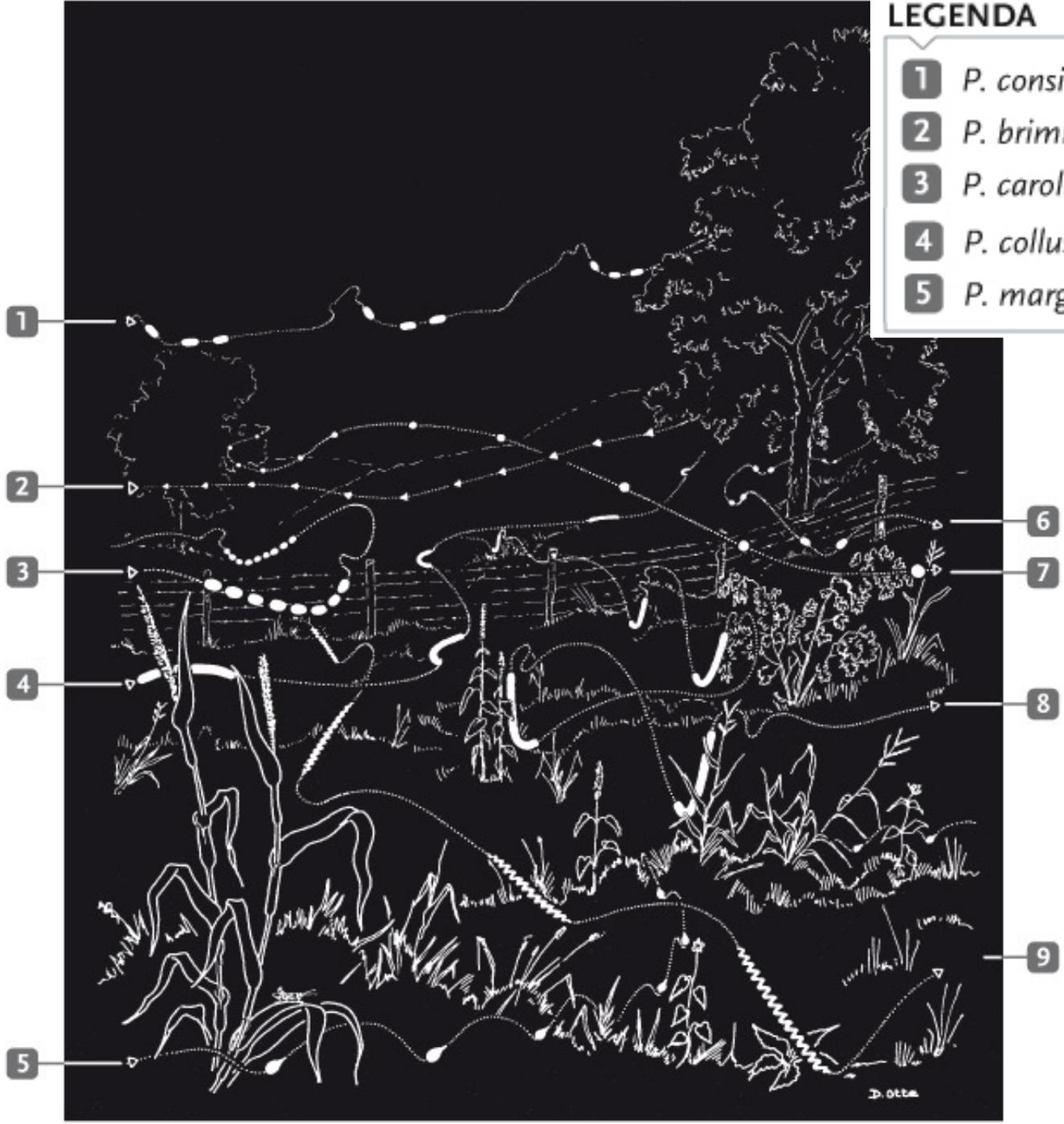


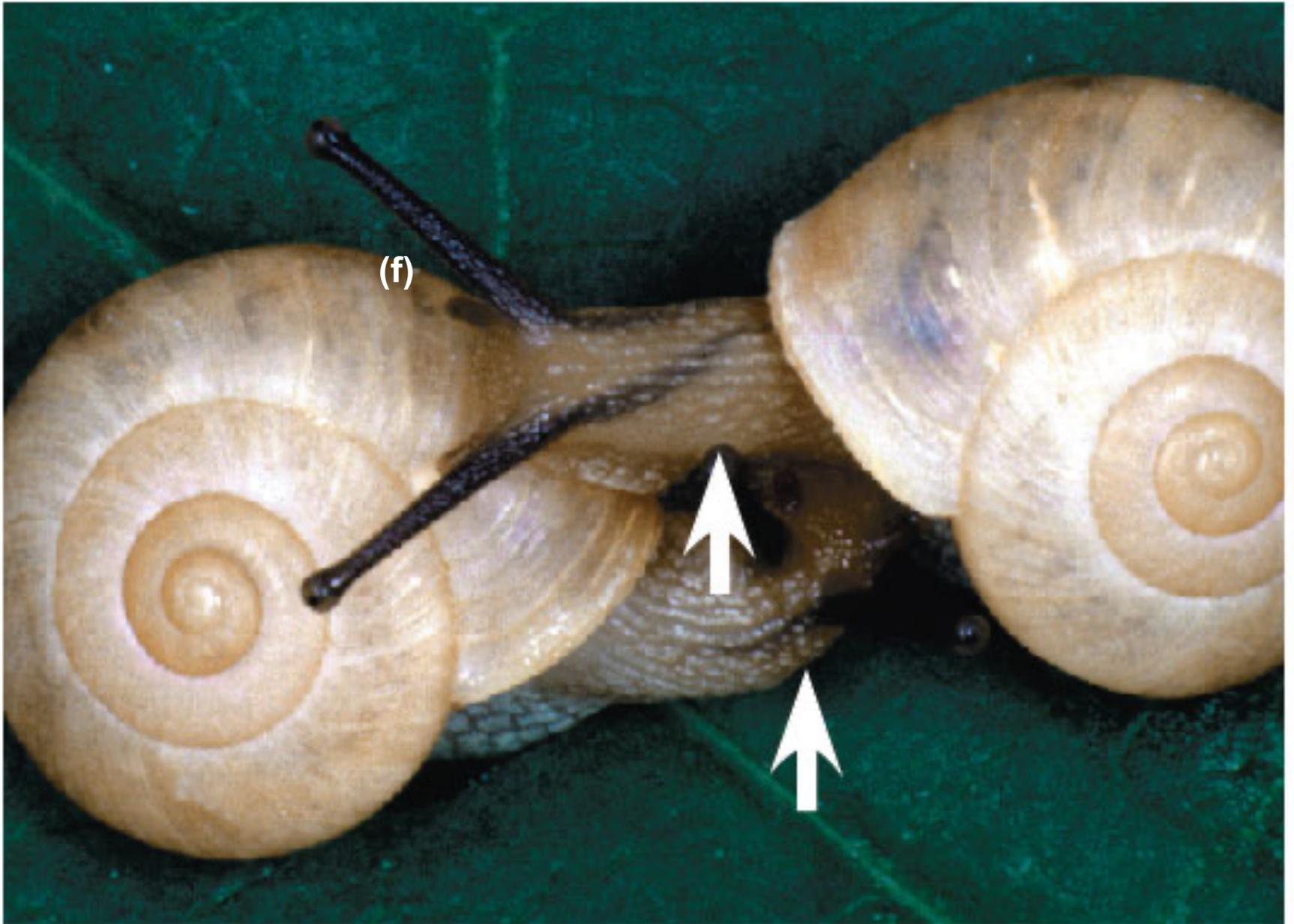
Figura 21.6
Isolamento riproduttivo comportamentale. Gli esemplari maschi di lucciola (genere *Photinus*) utilizzano segnali bioluminescenti per attrarre le potenziali compagne con cui accoppiarsi. Nella figura sono rappresentati i differenti percorsi di volo e le frequenze di accensione e spegnimento del segnale bioluminescente dei maschi di nove specie del nord America. Le femmine rispondono solo ai segnali prodotti dai maschi della loro stessa specie.

(Su cortese concessione di James E. Lloyd, Miscellanea di Pubblicazioni del Museo di Zoologia dell'Università del Michigan, 130: 1-195, 1966).

*Video:
Rituale di corteggiamento delle sule dalle zampe azzurre*



Isolamento meccanico



Isolamento riproduttivo meccanico in piante

Mimulus lewisii



Remy Parker

Mimulus cardinalis



Remy Parker

Figura 21.7

Isolamento riproduttivo meccanico. A causa delle differenze tra le strutture floreali, due specie di mimulo attirano differenti animali impollinatori. *Mimulus lewisii* attrae i bombi e *Mimulus cardinalis* attrae i colibrì.

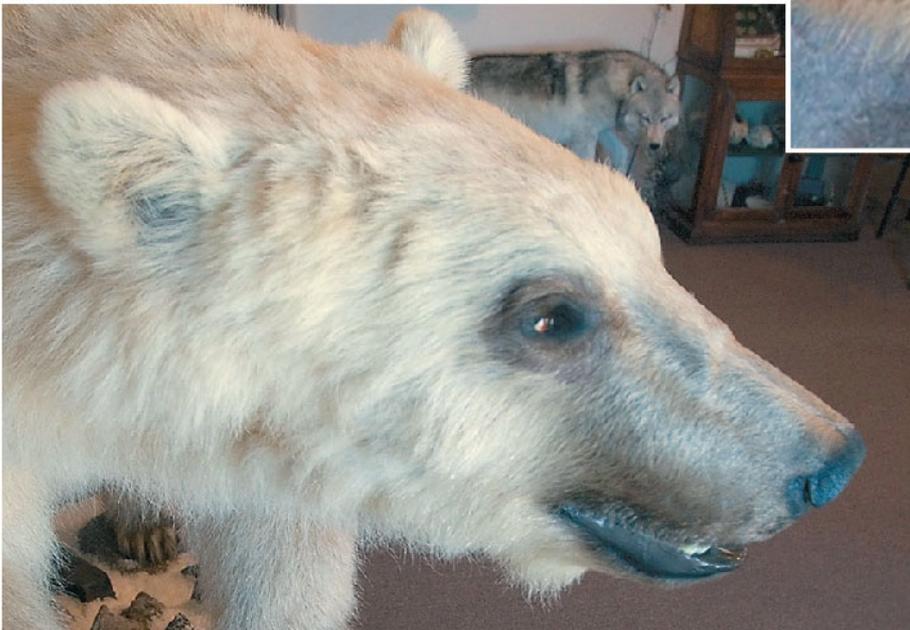
Limiti del concetto di specie biologica

- Non può essere applicato ai fossili o agli organismi con riproduzione asessuale (inclusi tutti i procarioti)
- Enfatizza l'assenza di gene flow
- In realtà, il gene flow può avvenire tra specie morfologicamente ed ecologicamente distinte
per es., gli orsi grizzly e gli orsi polari possono incrociarsi per produrre “orsi grolari”



◀ Grizzly bear (*U. arctos*)

▼ Polar bear (*U. maritimus*)

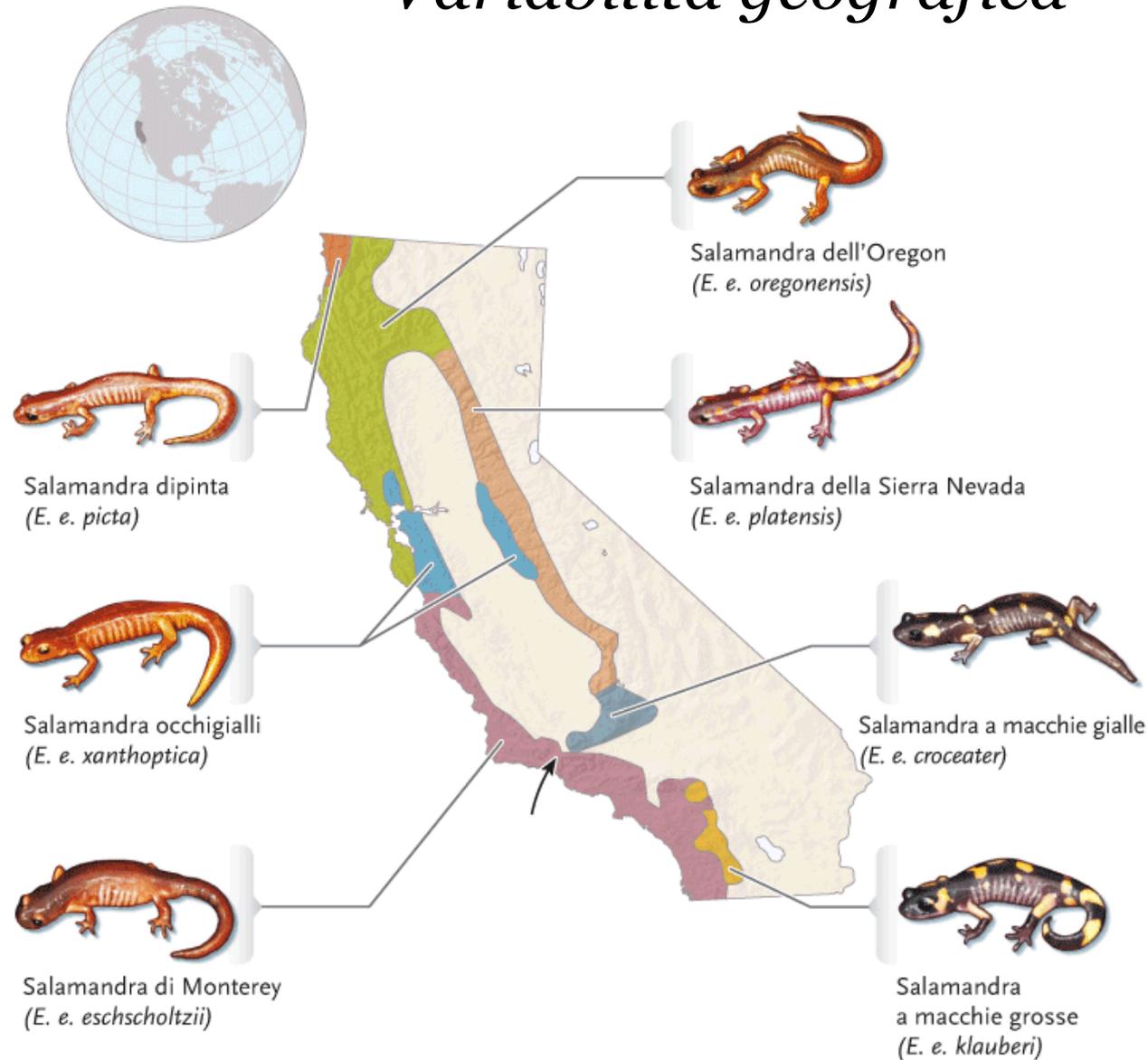


◀ Hybrid “grolar bear”

Variabilità geografica

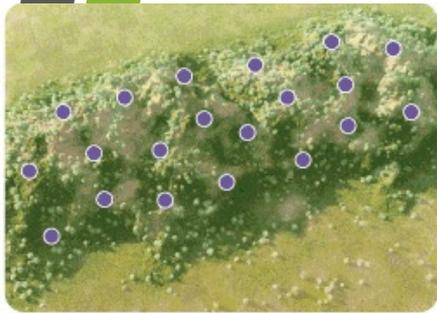
Figura 21.4

Specie anello. Sei delle sette sottospecie di salamandra *Ensatina eschscholtzii* sono distribuite ad anello intorno alla Central Valley californiana. Queste sottospecie spesso si incrociano fra loro nei luoghi in cui la loro distribuzione geografica si sovrappone. Tuttavia, la salamandra di Monterey e la salamandra a macchie gialle, che sono le due sottospecie che quasi chiudono l'anello a sud (indicato con una freccia nella figura), si incrociano fra loro molto raramente.



Ring species - Specie anello

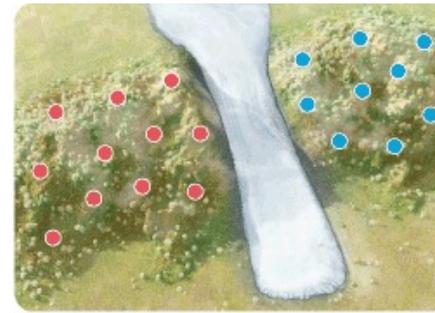
Modi di speciazione : speciazione allopatrica



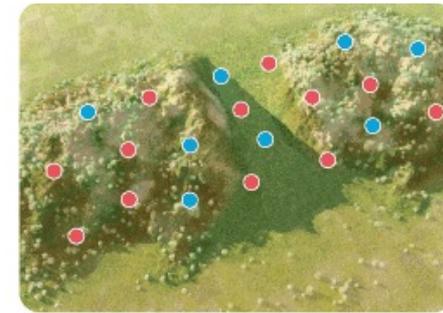
1 Inizialmente, una popolazione è distribuita lungo un'ampia area geografica.



2 Un cambiamento geografico, come l'avanzamento di uno stretto ghiacciaio, divide la popolazione originale, creando una barriera al flusso genico.



3 In assenza di flusso genico, le popolazioni separate evolvono indipendentemente e divergono in specie differenti.



4 Quando successivamente il ghiacciaio si scioglie, permettendo agli individui delle due specie di avere un contatto secondario, essi non si incrociano.

Figura 21.9
Un modello di speciazione allopatrica e contatto secondario.

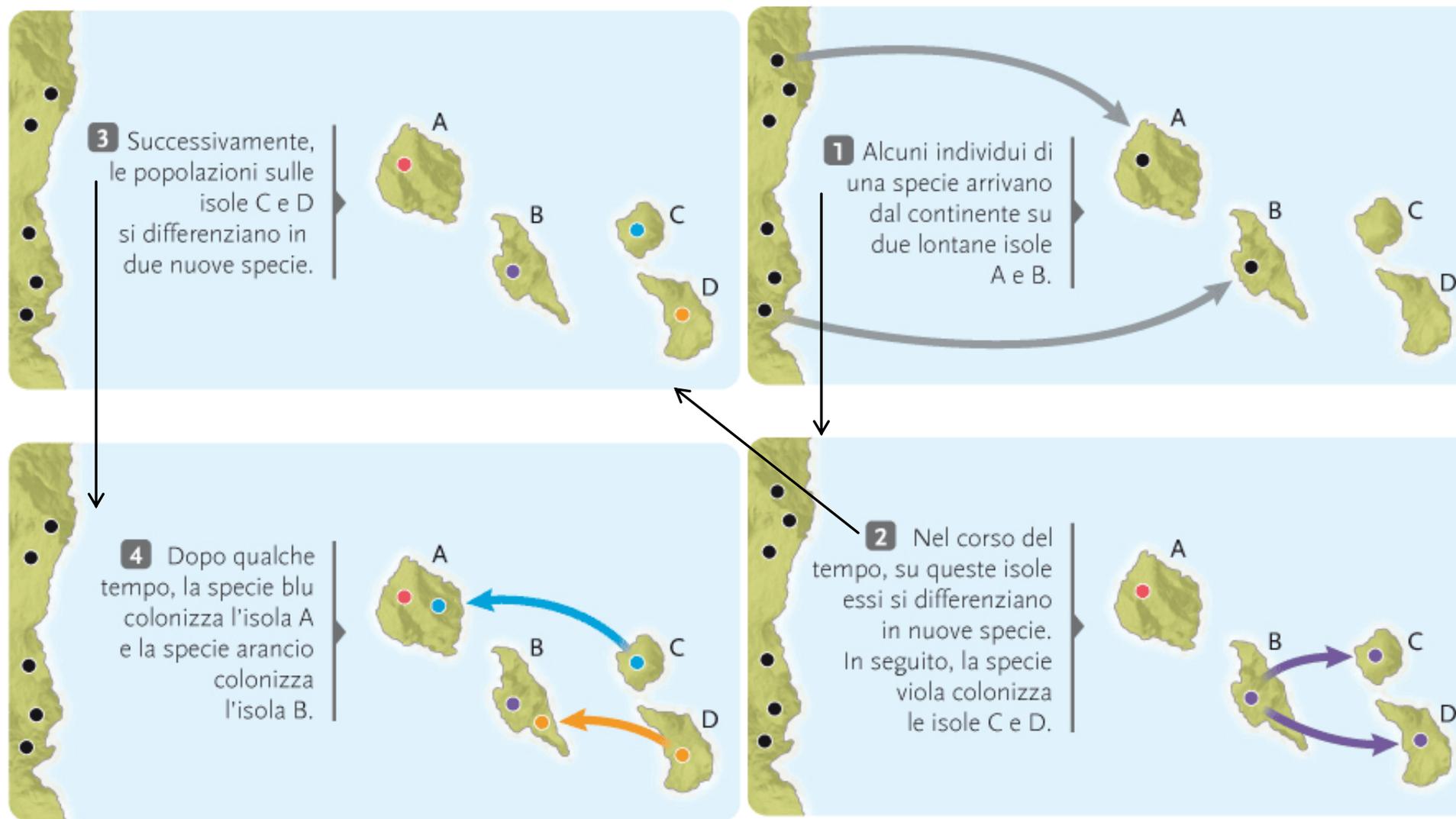
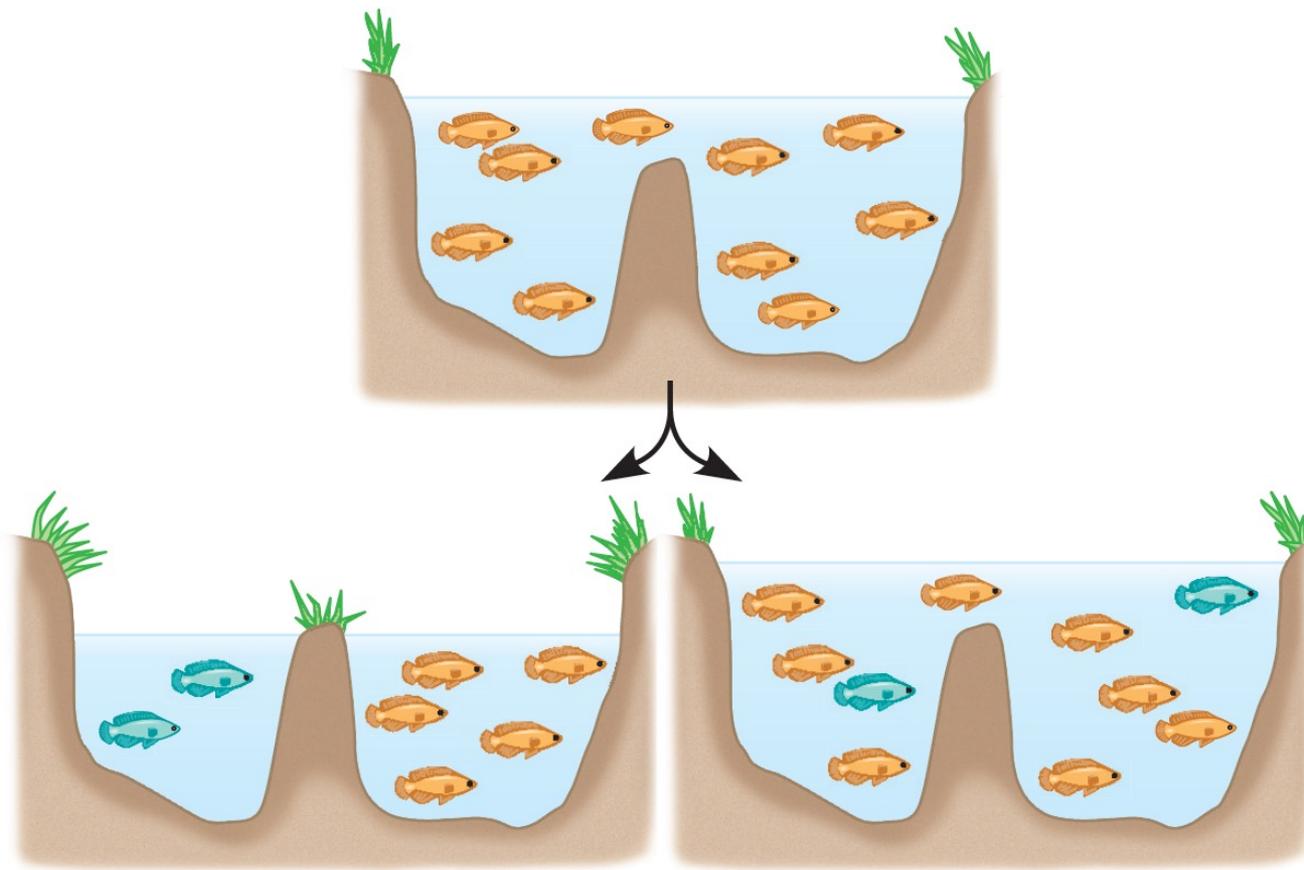


Figura 21.11

Evoluzione di specie a grappolo su un arcipelago. Le lettere identificano quattro isole di un ipotetico arcipelago e i pallini colorati rappresentano specie differenti. I progenitori comuni a tutte le specie sono rappresentati da pallini neri posizionati sulla terraferma. Alla fine del processo, le isole A e B sono ognuna occupata da due specie, mentre le isole C e D sono ciascuna occupata da una specie. Tutte queste specie si sono evolute sulle isole.

Speciazione
allopatrica



(a) Speciazione allopatrica:
una popolazione dà origine
a una nuova specie qualora
si trovi geograficamente
isolata rispetto alla
popolazione di origine.

(b) Speciazione simpatica:
un sottogruppo di una
popolazione dà origine
a una nuova specie senza
necessità di isolamento
geografico.

Figura 3.5 Le due principali modalità di speciazione.

Speciazione parapatrica

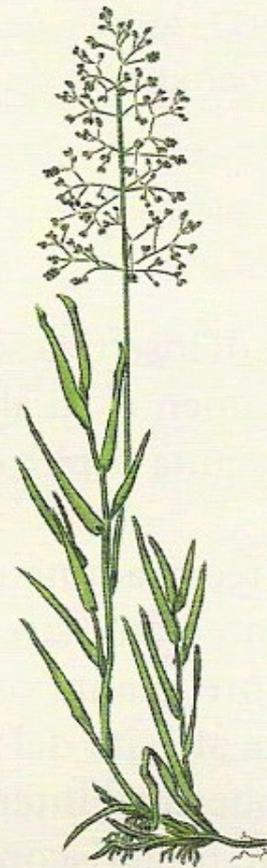
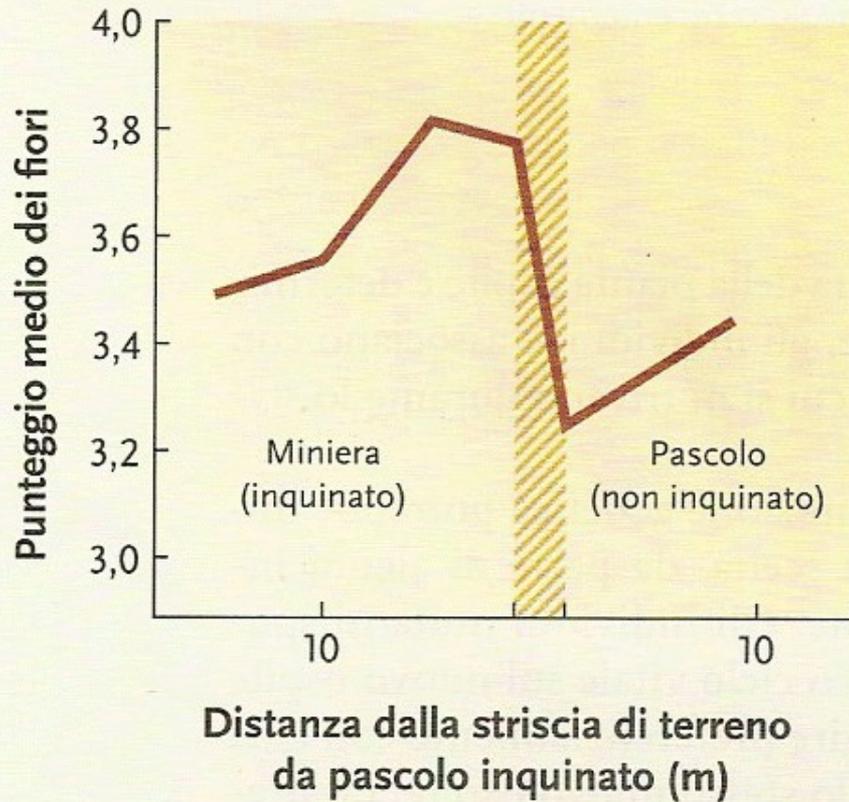
Figura 21.13 Ricerca deduttiva

Prove dell'isolamento riproduttivo dell'erba foraggera

DOMANDA: Le popolazioni di agrostide (*Agrostis tenuis*), un'erba foraggera, che vivono su diversi tipi di suolo mostrano qualche segno di isolamento riproduttivo?

IPOTESI: McNeilly e Antonovics ipotizzarono che le popolazioni adiacenti di agrostide fiorissero in periodi di tempo leggermente differenti e che ciò potesse favorire l'isolamento riproduttivo prezigotico fra esse.

METODO: In un giorno di tarda estate nel 1965, i ricercatori confrontarono i fiori delle piante di agrostide cresciute sul suolo inquinato nei pressi di una miniera di rame con quelli delle piante cresciute su un terreno non inquinato nelle vicinanze di un pascolo. Un tratto largo circa un metro di terreno da pascolo inquinato (indicato in figura dal tratteggio) formava il confine fra le due popolazioni. I ricercatori assegnarono un punteggio ad ogni fiore, con i fiori immaturi valutati 3 e i fiori maturi 4.



RISULTATI: Nel giorno in cui fu fatta l'analisi, i fiori delle piante tolleranti il rame ottennero il punteggio più elevato, indicando che erano più maturi e che avrebbero, quindi, completato l'impollinazione prima dei fiori delle piante da pascolo.

CONCLUSIONE: Poiché le popolazioni adiacenti di agrostide fioriscono in tempi leggermente diversi, l'isolamento riproduttivo temporale potrebbe essere, tra loro, in atto.

Speciazione parapatrica

Speciazione simpatica

- Nella **speciazione simpatica**, la speciazione occorre in popolazioni che vivono nella stessa area geografica
- Questa avviene se il gene flow è ridotto da fattori quali
 - La poliploidia
 - La selezione sessuale
 - La differenziazione degli Habitat

Meccanismi genetici della speciazione nelle piante: variazione della ploidia

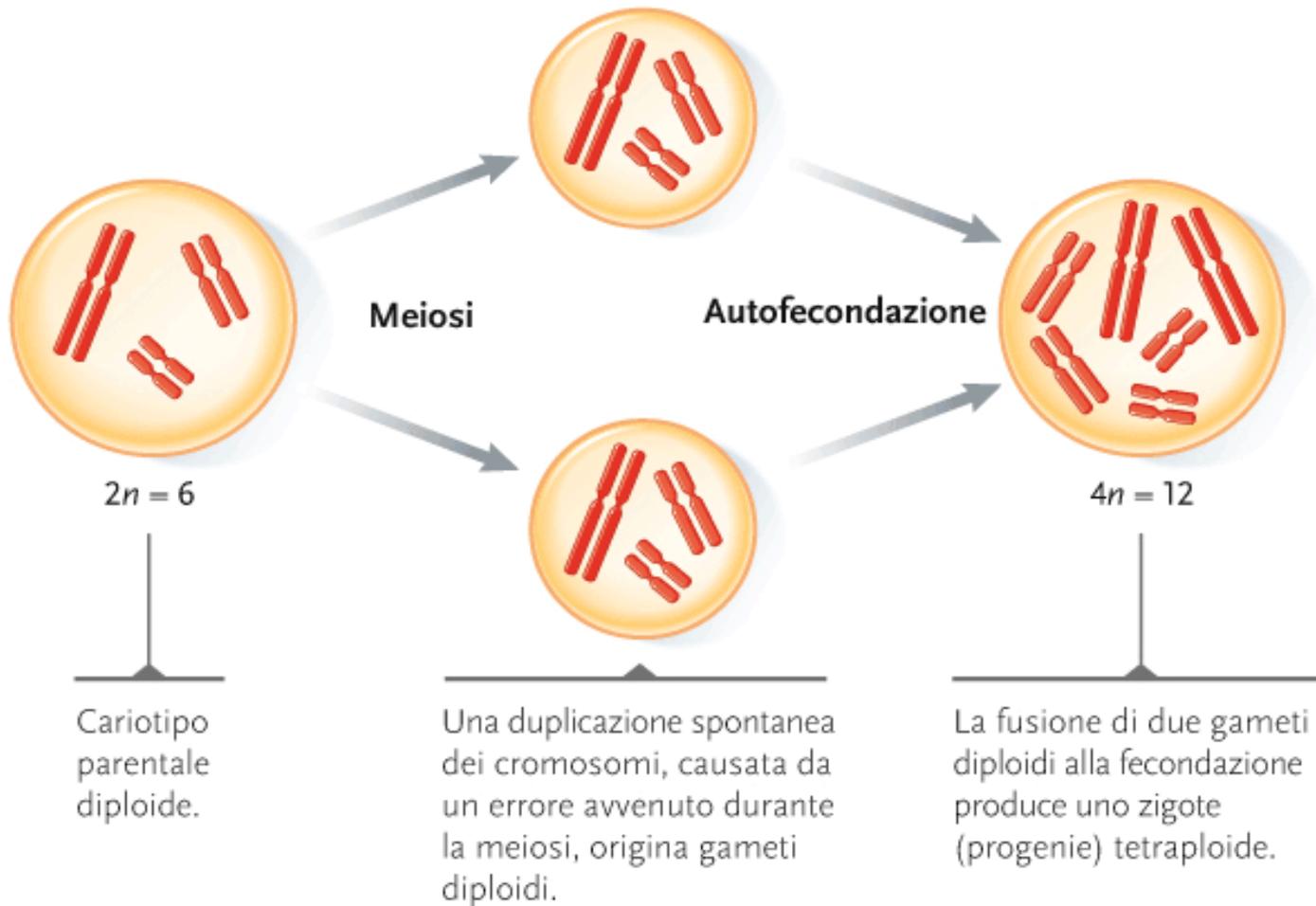
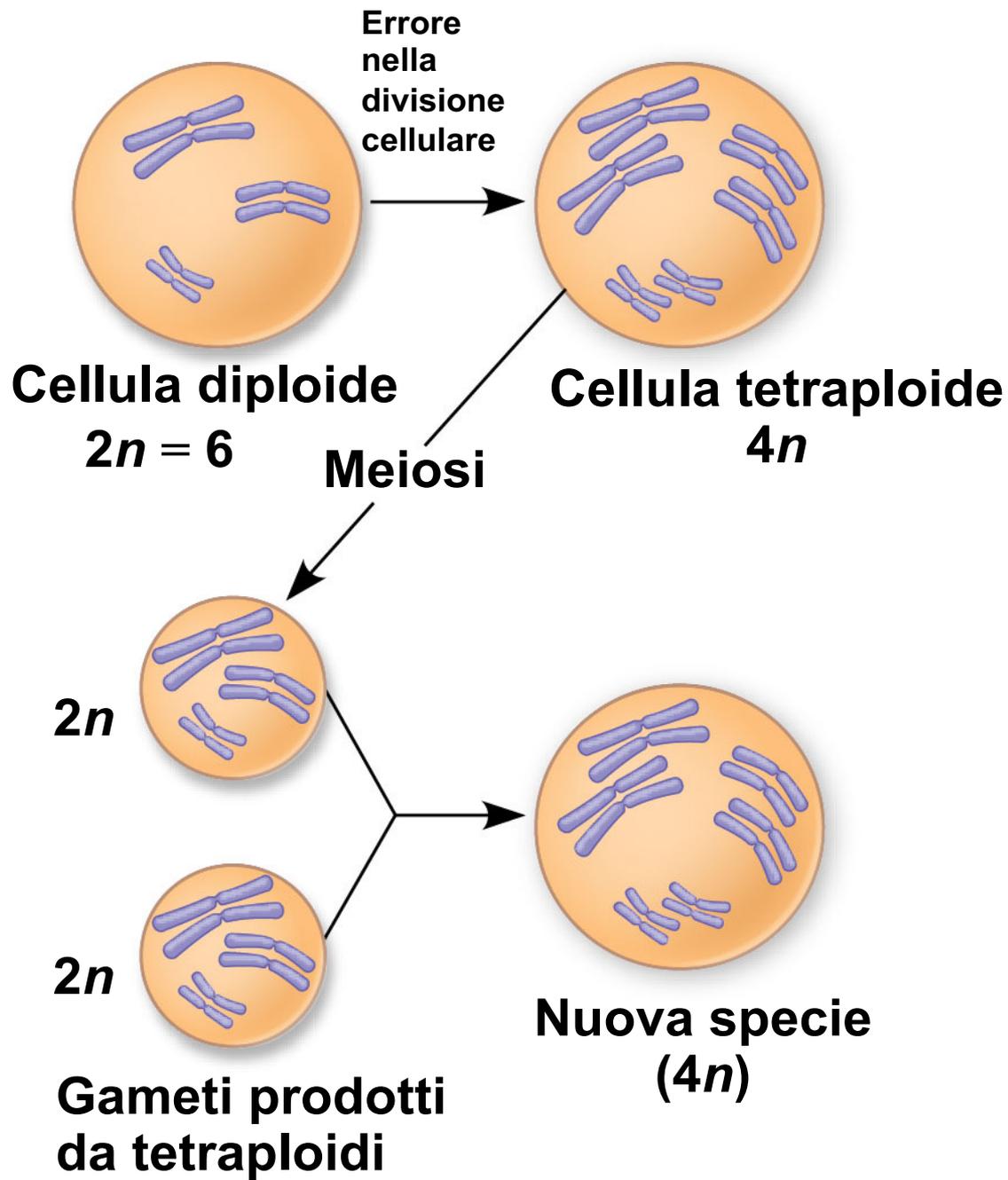
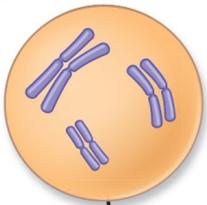


Figura 21.16

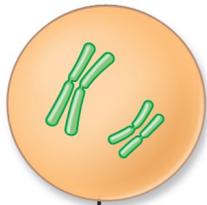
Speciazione mediante autoploidia nelle piante. Una duplicazione spontanea dei cromosomi durante la meiosi origina gameti diploidi. Se la pianta si autofeconda, verrà prodotto uno zigote tetraploide.



Specie A
 $2n = 6$



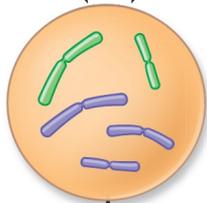
Specie B
 $2n = 4$



Gamete normale
 $n = 3$

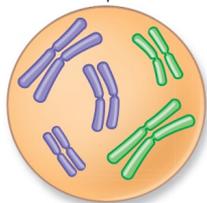


Gamete normale
 $n = 2$



Ibrido sterile con 5 cromosomi

Errore mitotico o meiotico
che raddoppia il numero
dei cromosomi.



Nuova specie:
ibrido vitale e fertile
(allopoliploide)
 $2n = 10$

Figura 3.9 Un meccanismo di speciazione per allopoliploidia nelle piante. Gli ibridi per la maggior parte sterili perché i loro cromosomi non sono omologhi e non possono appaiarsi durante la meiosi. Tuttavia, un ibrido può riprodursi per via asessuata. Questo diagramma mostra un meccanismo in grado di produrre ibridi fertili (allopoliploidi) costituenti una nuova specie. Questa nuova specie presenta un numero diploide di cromosomi uguale alla somma del numero cromosomico diploide delle due specie parentali.

Meccanismi genetici della speciazione nelle piante: variazione della ploidia

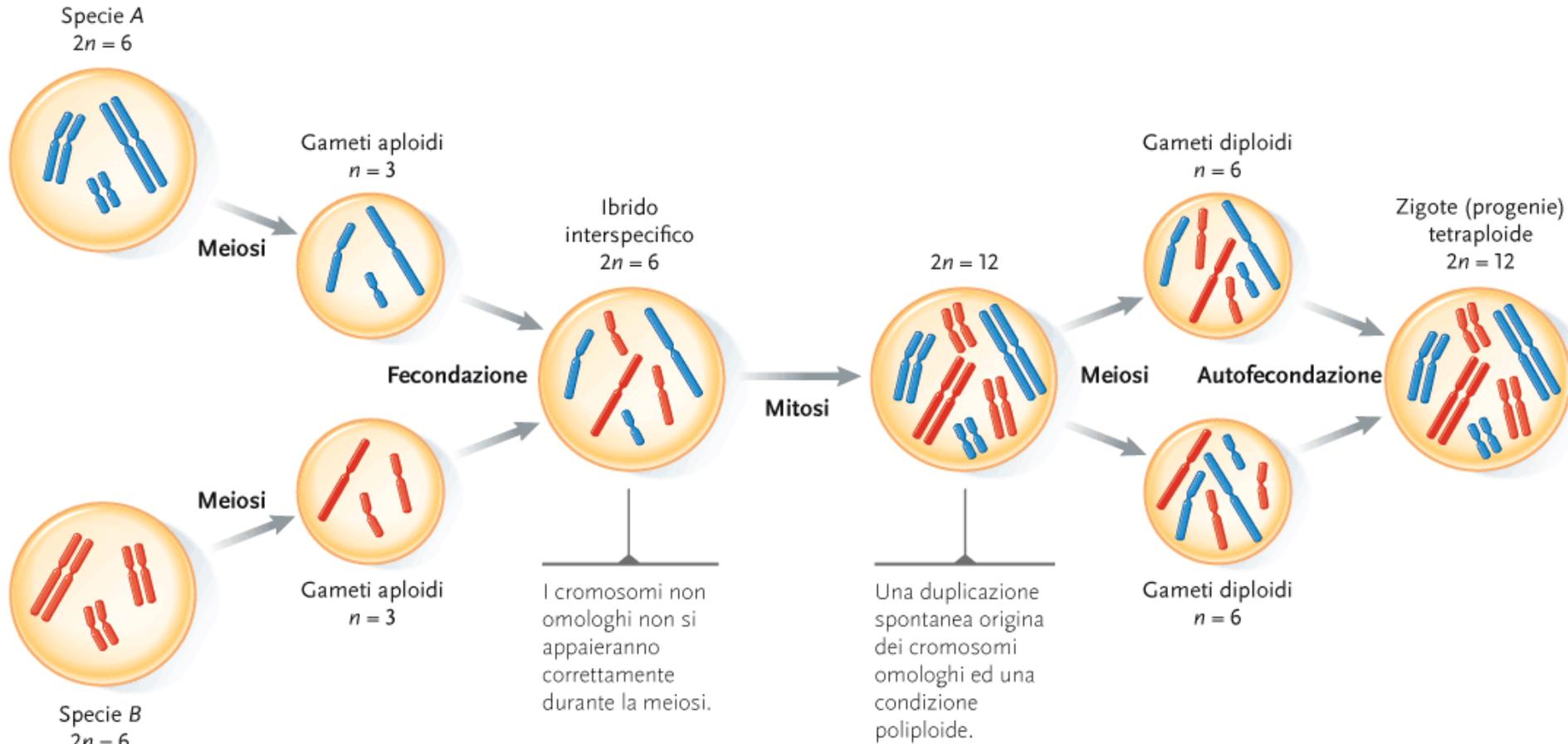
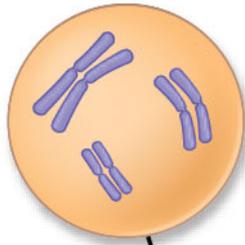


Figura 21.17

Speciazione mediante allopoliploidia nelle piante. Una fecondazione ibrida, avvenuta fra due specie, seguita da una duplicazione dei cromosomi durante la mitosi (nelle cellule della linea germinale che produrranno i gameti dell'ibrido) può istantaneamente creare delle coppie di cromosomi omologhi. L'autofecondazione può quindi generare degli individui poliploidi che sono riproduttivamente isolati da entrambe le specie parentali.

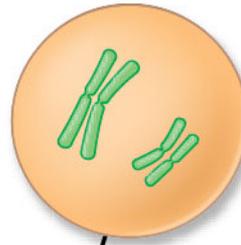
**Cellula diploide
specie A**
 $2n = 6$



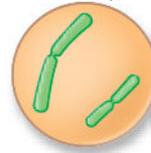
**Gamete normale
specie A**
 $n = 3$



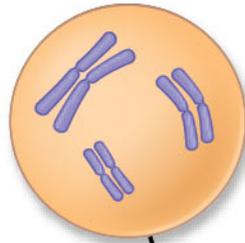
**Cellula diploide
specie B**
 $2n = 4$



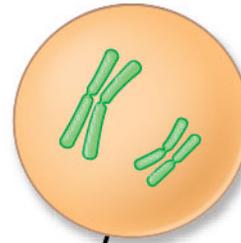
**Gamete normale
specie B**
 $n = 2$



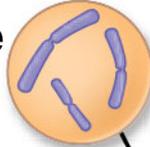
**Cellula diploide
specie A**
 $2n = 6$



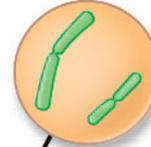
**Cellula diploide
specie B**
 $2n = 4$



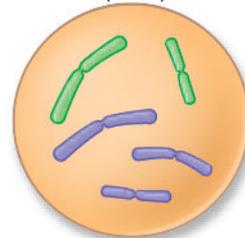
**Gamete normale
specie A**
 $n = 3$



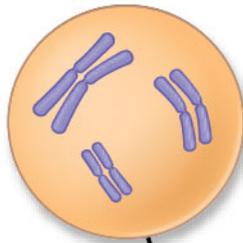
**Gamete normale
specie B**
 $n = 2$



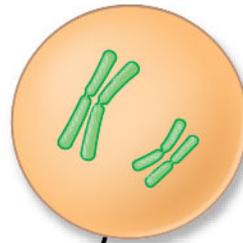
**Zigote ibrido
sterile**
 $n = 5$



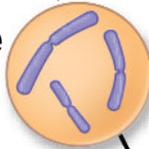
**Cellula diploide
specie A**
 $2n = 6$



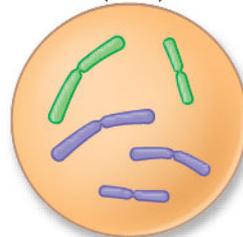
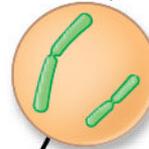
**Cellula diploide
specie B**
 $2n = 4$



**Gamete normale
specie A**
 $n = 3$

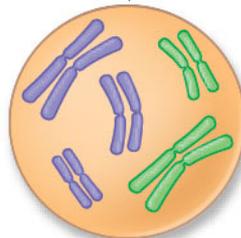


**Gamete normale
specie B**
 $n = 2$



**Zigote ibrido
sterile**
 $n = 5$

**Errore mitotico o meiotico
in una cellula ibrida
con raddoppio del numero di
cromosomi**



**Nuova specie diploide:
ibrido vitale e fertile
(allopoliploide)**
 $2n = 10$

Specie ancestrali:



AA

*Triticum
monococcum*
(14)



BB

**Wild
Triticum
(14)**



DD

**Wild
T. tauschii
(14)**

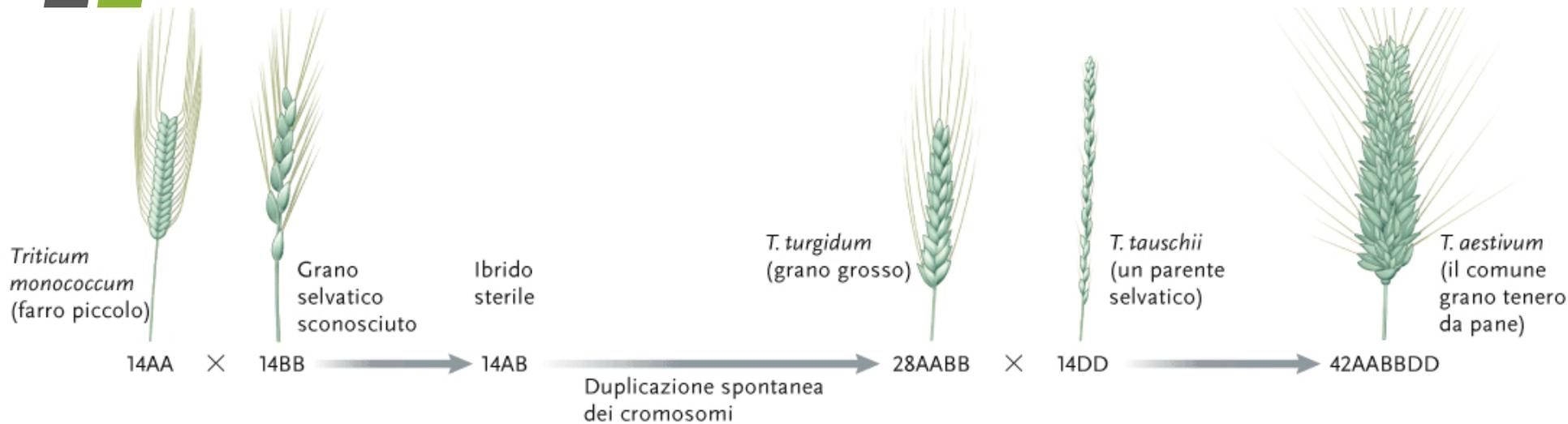
Prodotto:



AA BB DD

T. aestivum
(grano tenero)
(42)

Meccanismi genetici della speciazione nelle piante: variazione della ploidia



1 Il grano selvatico diploide, *Triticum monococcum* (farro piccolo), possiede due serie di 7 cromosomi (indicati in figura come 14AA). Molto tempo fa, il farro piccolo probabilmente ibridò con un'altra specie sconosciuta che aveva lo stesso numero di cromosomi (14BB).

2 La progenie ibrida AB era sterile. Tuttavia, circa 8000 anni fa, negli individui ibridi si originò poliploidia e comparve il grano grosso selvatico (*T. turgidum*). Queste piante sono tetraploidi (AABB), con 28 cromosomi (due serie di 14), e sono fertili. Durante la meiosi, i cromosomi A si appaiano fra loro, così come fanno i cromosomi B.

3 In seguito, una pianta AABB probabilmente ibridò con *T. tauschii*, un parente selvatico del grano grosso con 14 cromosomi (due serie di 7). La discendenza ibrida include il comune grano tenero da pane, come *T. aestivum*, che possiede 42 cromosomi (sei serie di 7, AABBDD).

Figura 21.18
L'evoluzione del grano (*Triticum*). Chicchi di grano coltivato, vecchi più di 11.000 anni, sono stati ritrovati nella regione del Mediterraneo orientale. I ricercatori credono che la speciazione nel grano sia avvenuta attraverso ibridazione e poliploidia.

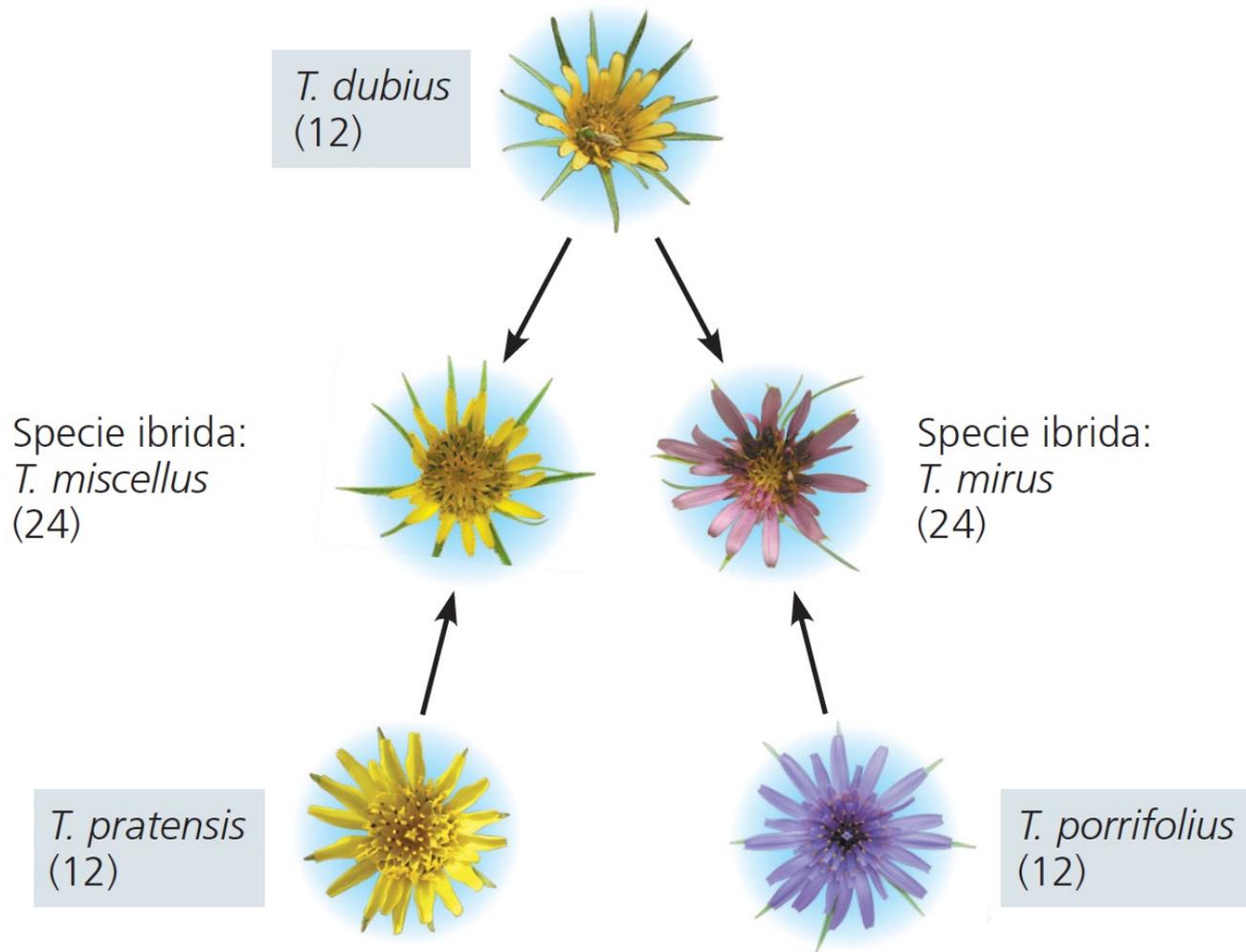


Figura 3.10 La speciazione allopoliploide in *Tragopogon*.
In grigio sono evidenziate le tre specie parentali.
Il numero del cromosoma diploide di ogni specie è indicato tra parentesi.

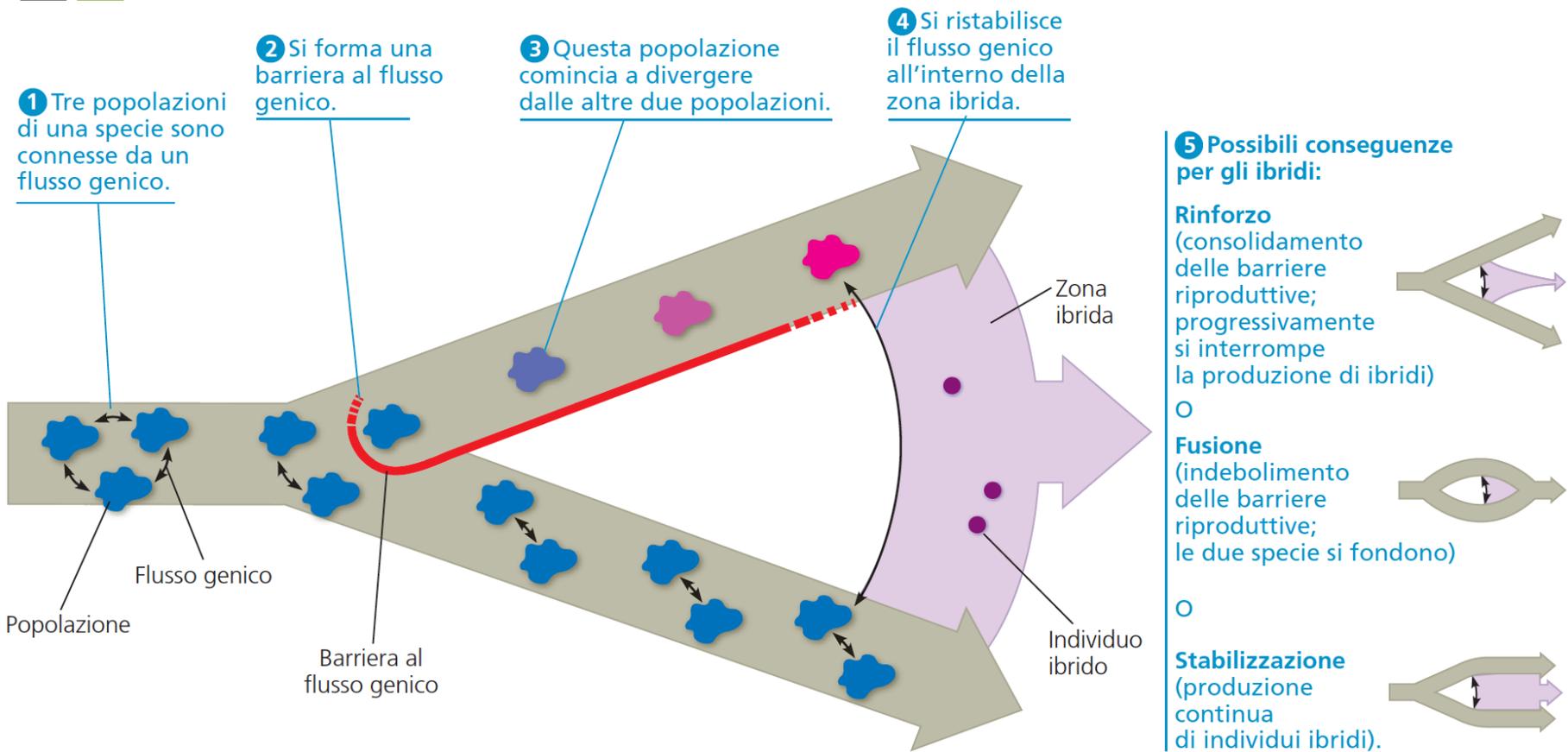
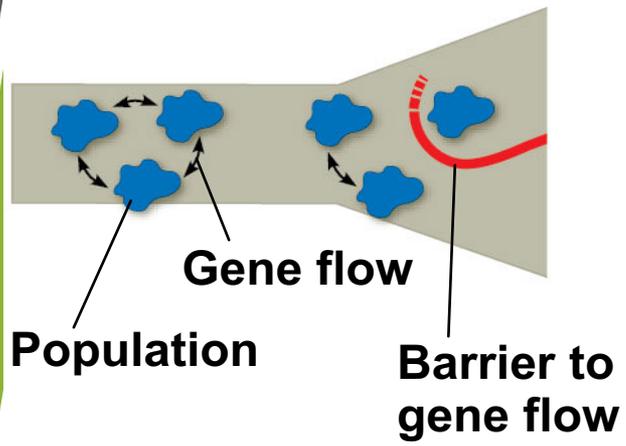
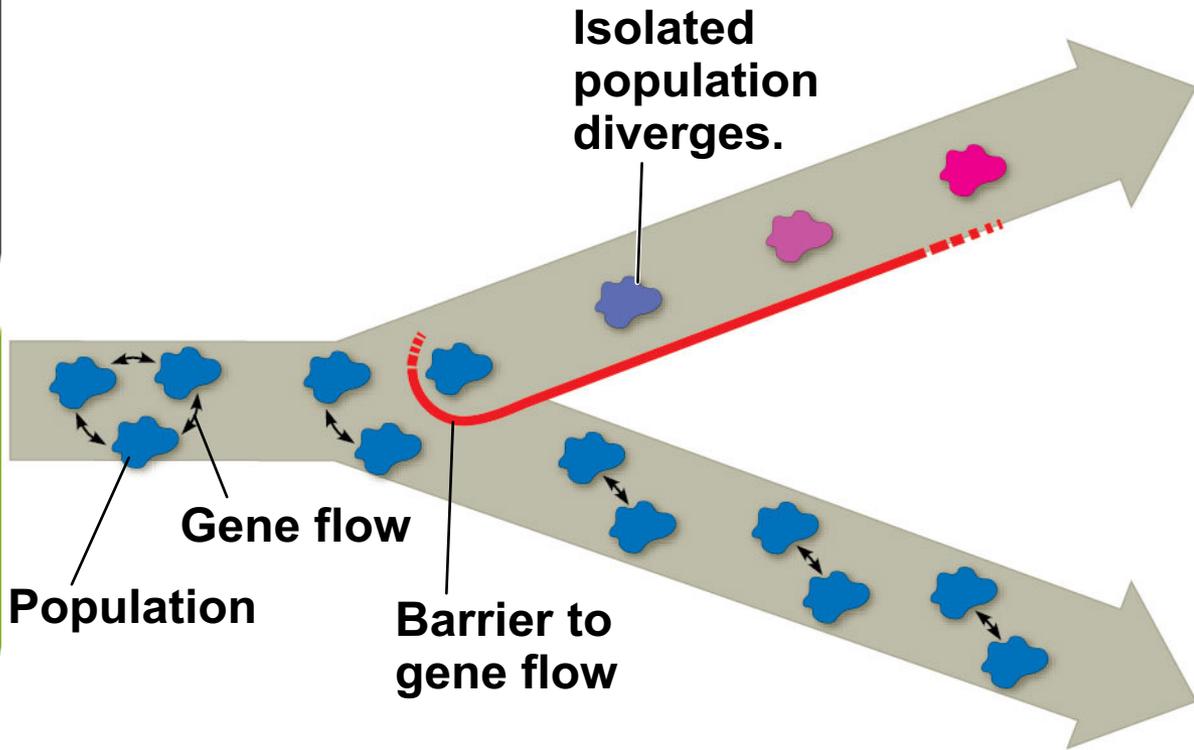


Figura 3.13 Formazione di una zona ibrida e possibili conseguenze sugli individui ibridi nel corso del tempo. Le frecce spesse colorate rappresentano il trascorrere del tempo.

E SE... Prevedete che cosa potrebbe accadere se il flusso genico si ristabilisse nella fase 3 di questo processo.



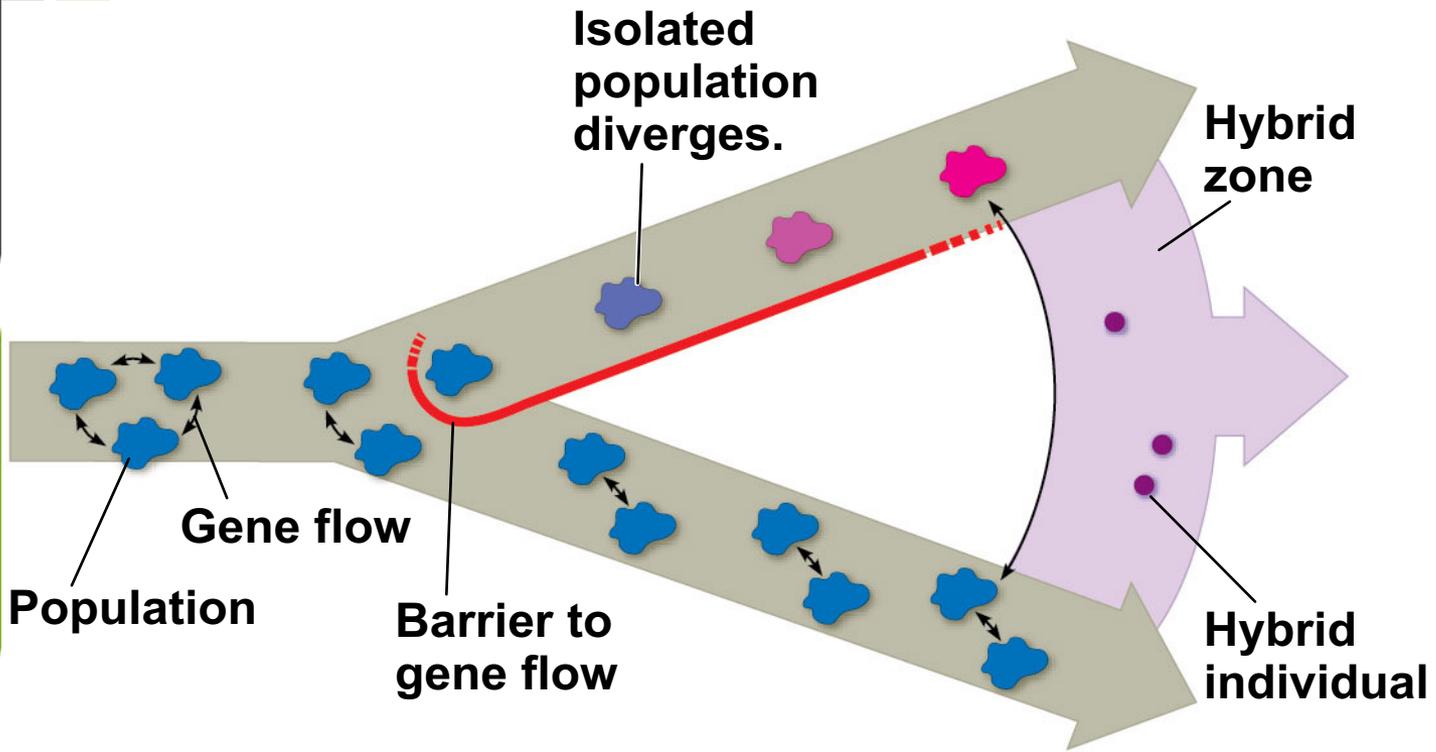


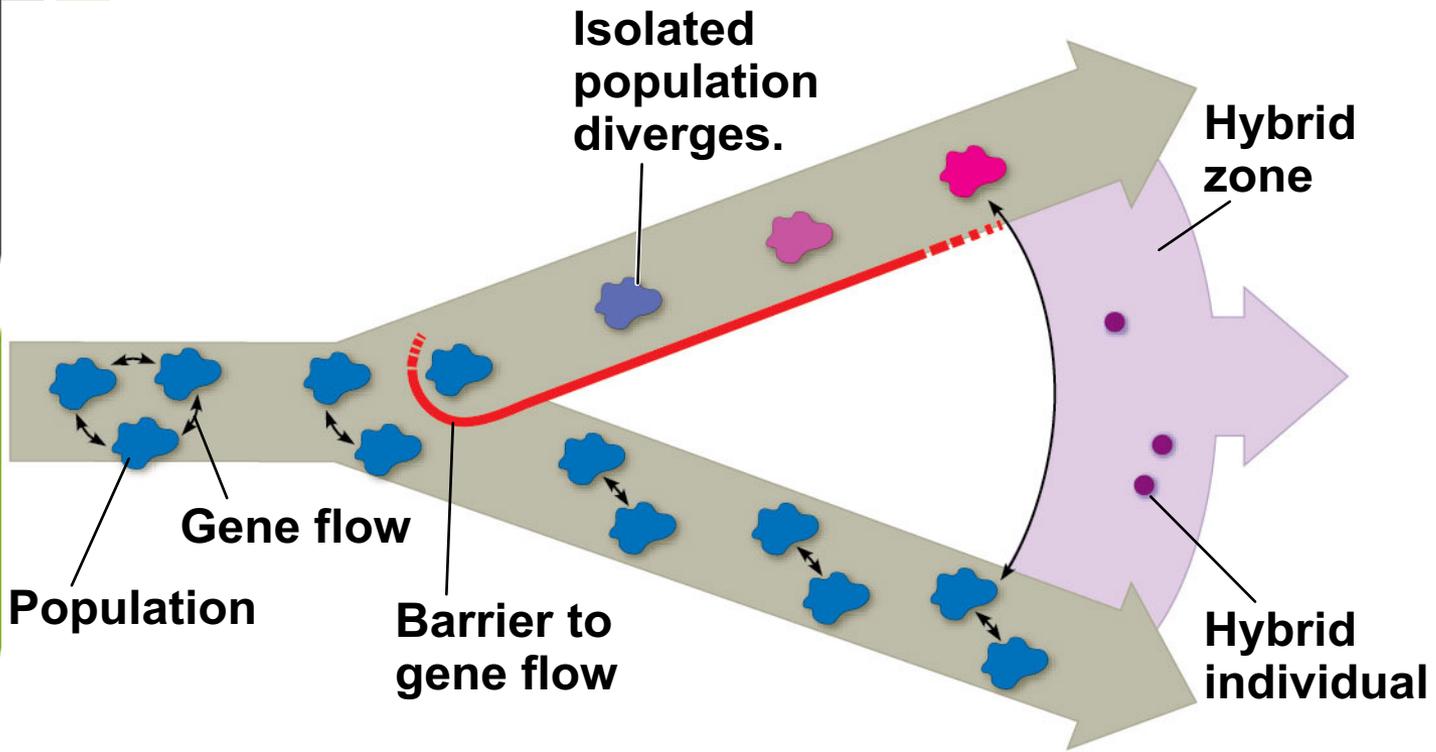
Population

Gene flow

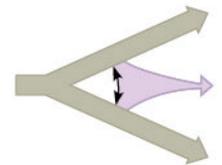
Barrier to gene flow

Isolated population diverges.

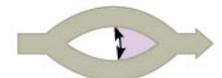




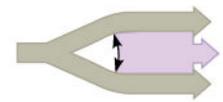
Possible outcomes:



Reinforcement



Fusion



Stability



Dalla speciazione alla macroevoluzione

- La macroevoluzione è l'effetto cumulativo di numerosi eventi di speciazione e di estinzione

- 
- ***La macroevoluzione è l'evoluzione al di sopra del livello di specie***
 - Il record fossile mostra i cambi macroevolutivi su ampi periodi temporali, *per es.:*
 - l'emergenza dei vertebrati terrestri
 - l'impatto delle estinzioni di massa
 - l'origine di adattamenti chiave, quali il volo

Le condizioni della Terra primitiva hanno reso possibile l'origine della vita

I processi chimici e fisici presenti sulla Terra primitiva possono aver dato origine a cellule molto semplici attraverso una sequenza in quattro fasi:

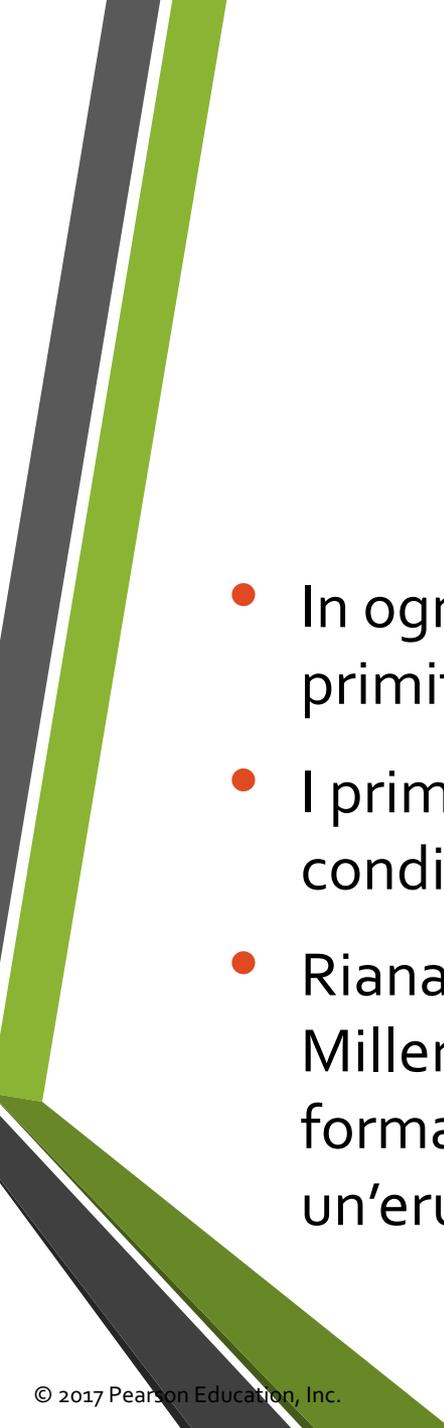
1. Sintesi abiotica di piccole molecole organiche
2. Assemblaggio di queste molecole in macromolecole
3. Organizzazione di queste molecole in **protocellule**
4. Origine di molecole auto-replicanti

Sintesi di composti organici sulla Terra primitiva

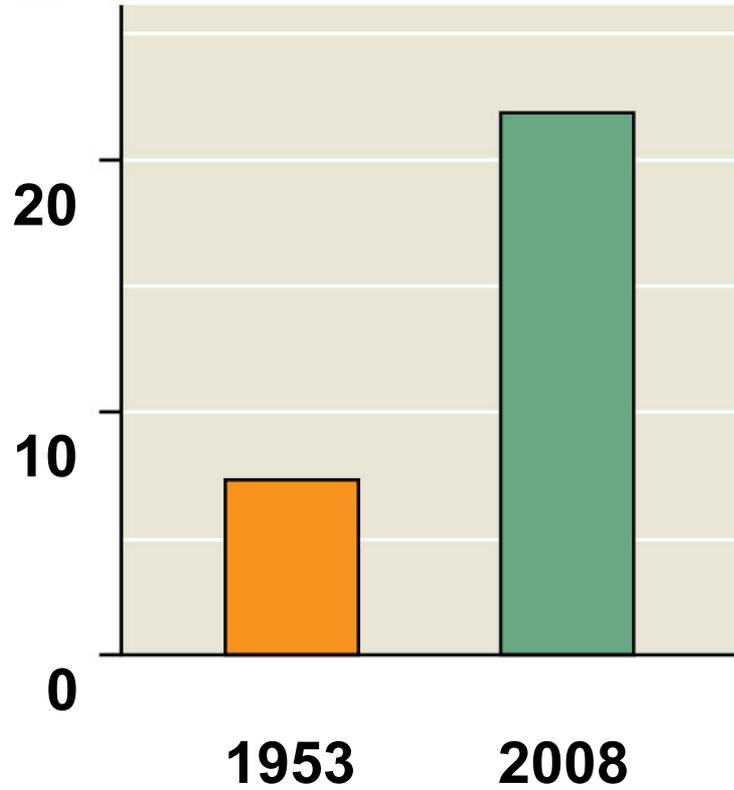
- La Terra si è formata circa 4.6 miliardi di anni fa
- Il bombardamento della Terra da parte di rocce e ghiaccio vaporizzò l'acqua e impedì ai mari di formarsi fino a 4 miliardi di anni fa
- L'atmosfera della Terra primitiva aveva poco ossigeno e conteneva probabilmente vapor d'acqua e sostanze chimiche rilasciate dalle eruzioni vulcaniche

Per es., azoto ed i suoi ossidi, biossido di carbonio, metano, ammoniaca, idrogeno

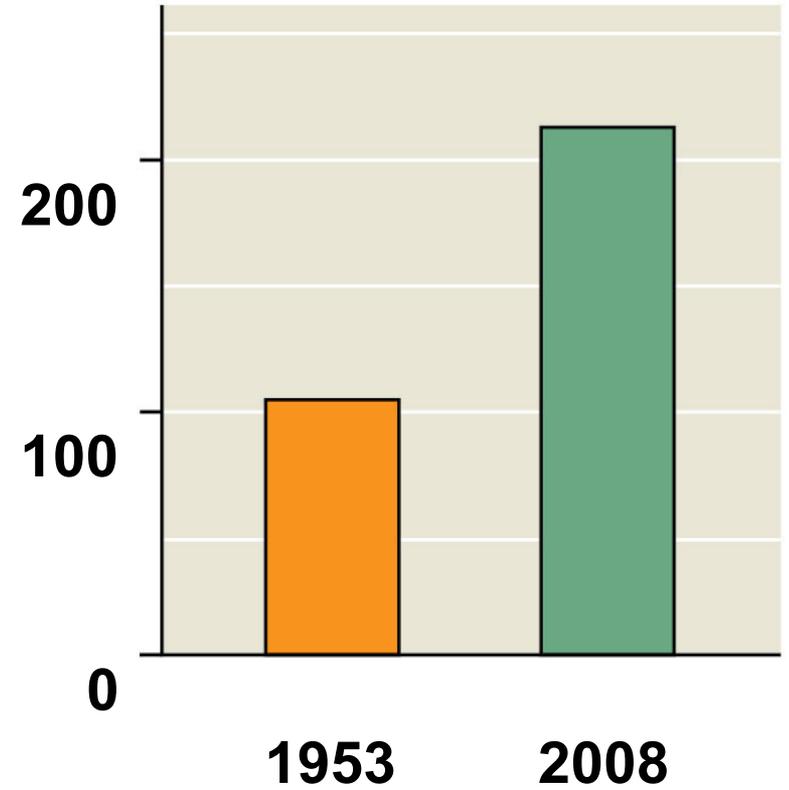
- 
- Nel 1920, A. I. Oparin e J. B. S. Haldane indipendentemente ipotizzarono che l'atmosfera primitiva fosse riducente
 - Nel 1953 Stanley Miller e Harold Urey condussero degli esperimenti di laboratorio dimostrando che la sintesi abiotica di molecole organiche in un'atmosfera riducente era possibile

- 
- In ogni caso, alcune prove suggeriscono che l'atmosfera primitiva non fosse né riducente né ossidante
 - I primi composti organici possono essersi formati in condizioni riducenti nei pressi delle bocche vulcaniche
 - Rianalizzando le molecole prodotte negli esperimenti di Miller si è rilevato che numerosi amminoacidi si erano formati in condizioni che simulavano quelle di un'eruzione vulcanica

Number of amino acids



Mass of amino acids (mg)



- Composti organici possono essersi prodotti in camini idrotermali in aree del fondo oceanico dove acqua calda e minerali si riversano dall'interno della Terra nelle acque oceaniche



Il record fossile documenta la storia della vita

- Il record fossile rivela i cambiamenti nella storia della vita sulla Terra

Fossili

a. Legno pietrificato



George H. H. Huey/Corbis

Fossili

b. Un invertebrato



Neville Pledge/South Australian Museum

c. Insetti nell'ambra



Jack Koivula/Photo Researchers, Inc.

Fossili

d. Mammut nel permafrost



Novosti/Photo Researchers, Inc.

Strati geologici



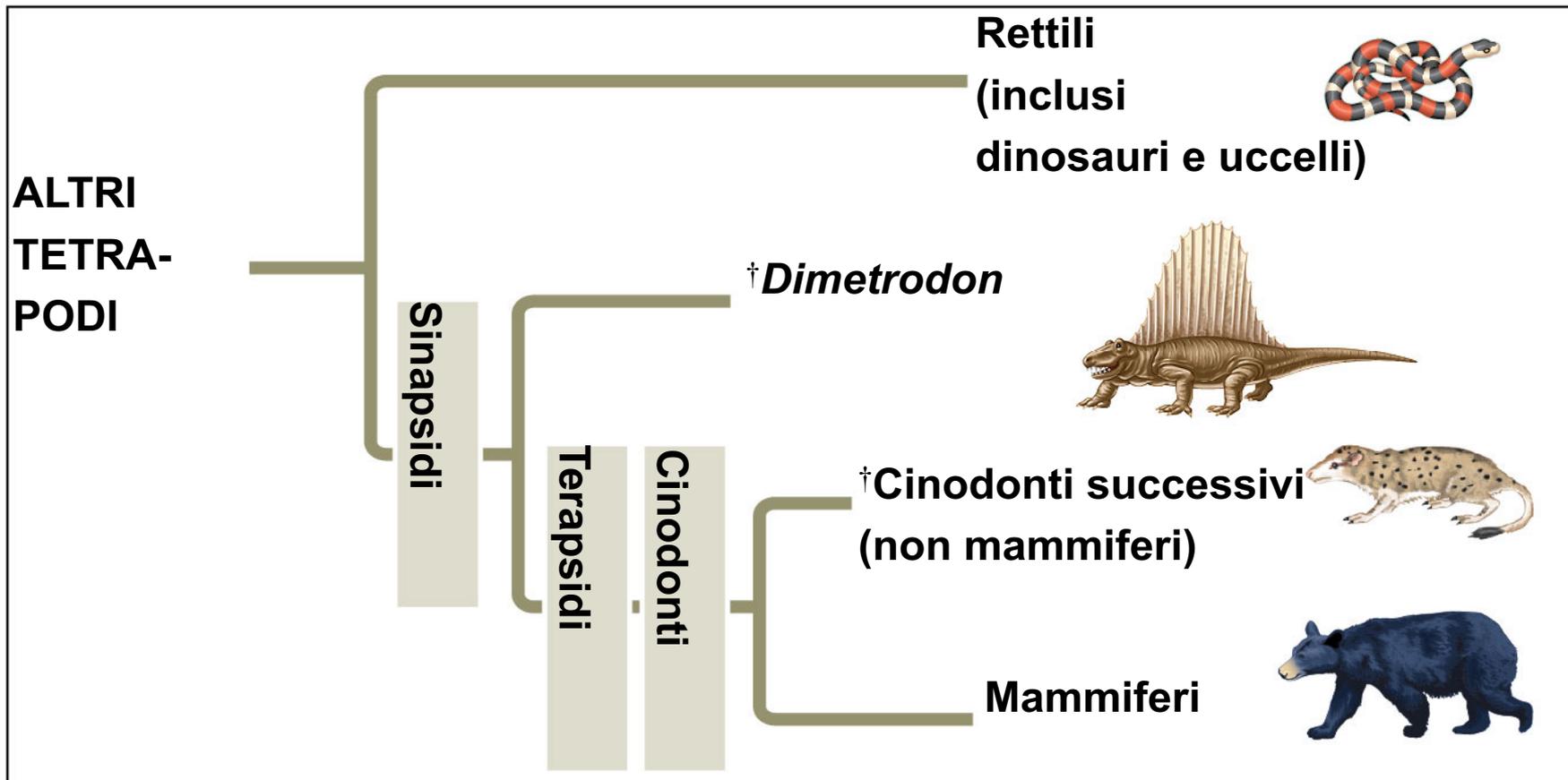
David Noble/FPG/Getty Images

Figura 22.3

Strati geologici nel Gran Canyon. Milioni di anni di sedimentazione in un antico bacino oceanico produssero strati di roccia che differiscono nel colore e nella dimensione delle particelle che li costituiscono. Successivamente le forze tettoniche sollevarono le terre sopra il livello del mare ed il corso del fiume Colorado scavò questa meraviglia naturale.

L'origine di nuovi gruppi di organismi

- I mammiferi appartengono al gruppo di animali denominato Tetrapodi
- L'evoluzione delle specifiche caratteristiche dei mammiferi può essere tracciata grazie alla documentazione fossile



Eventi chiave nella storia della vita includono l'origine degli organismi unicellulari e multicellulari e la colonizzazione della terra

- Il **record geologico** è suddiviso negli eoni Adeano, Archeano, Proterozoico e Fanerozoico
- L'eone fanerozoico include gli ultimi 500 milioni di anni
- Il Fanerozoico è suddiviso in tre ere: Paleozoico, Mesozoico e Cenozoico
- Le zone di confine tra le ere corrispondono ai piú importanti eventi di estinzione della documentazione fossile

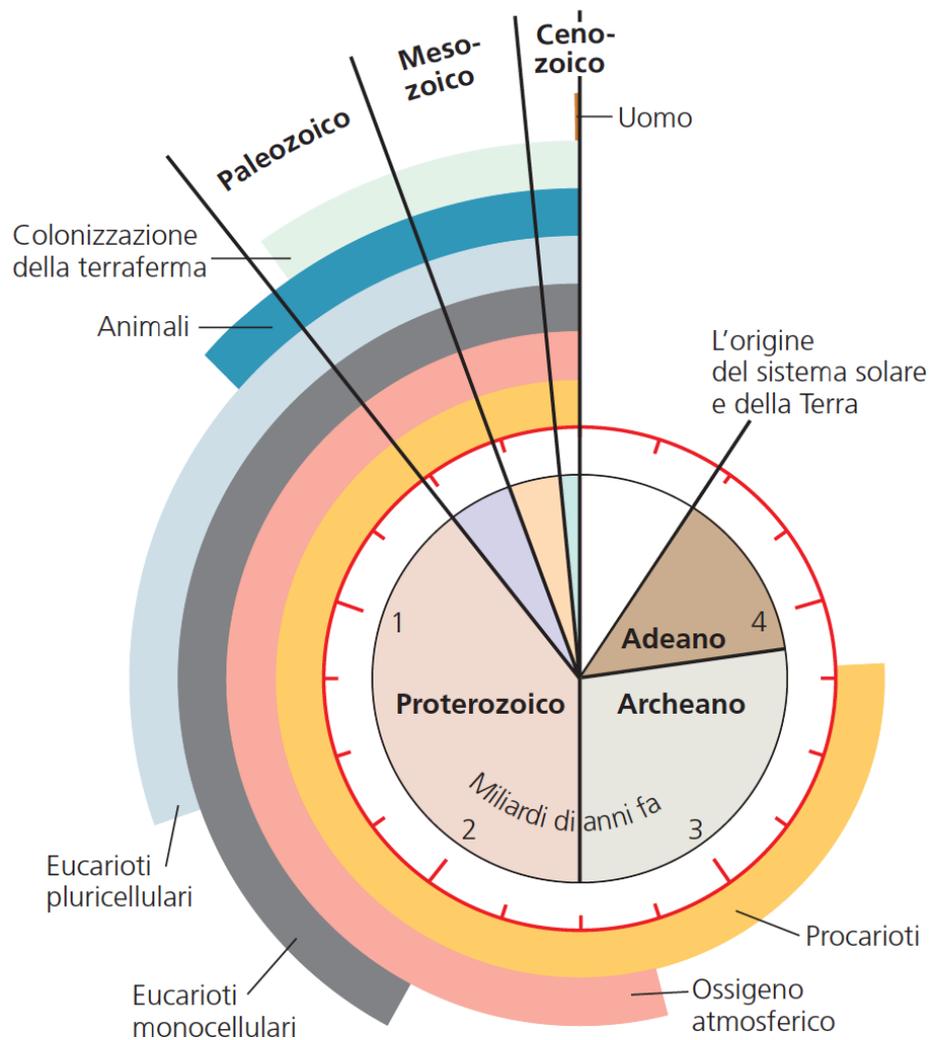
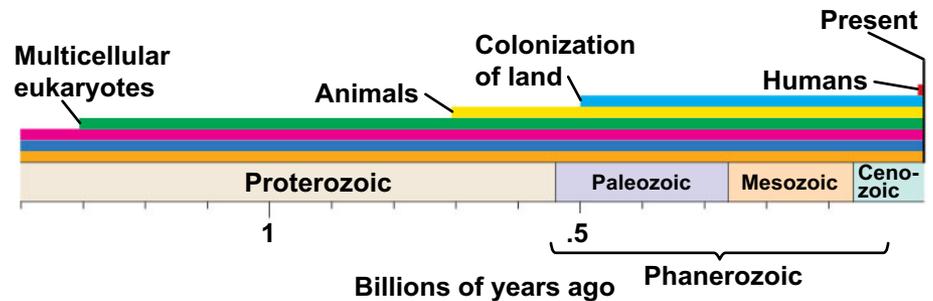
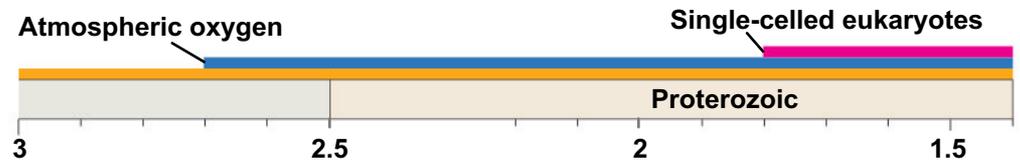
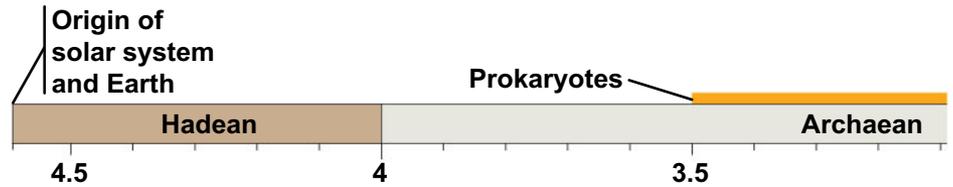
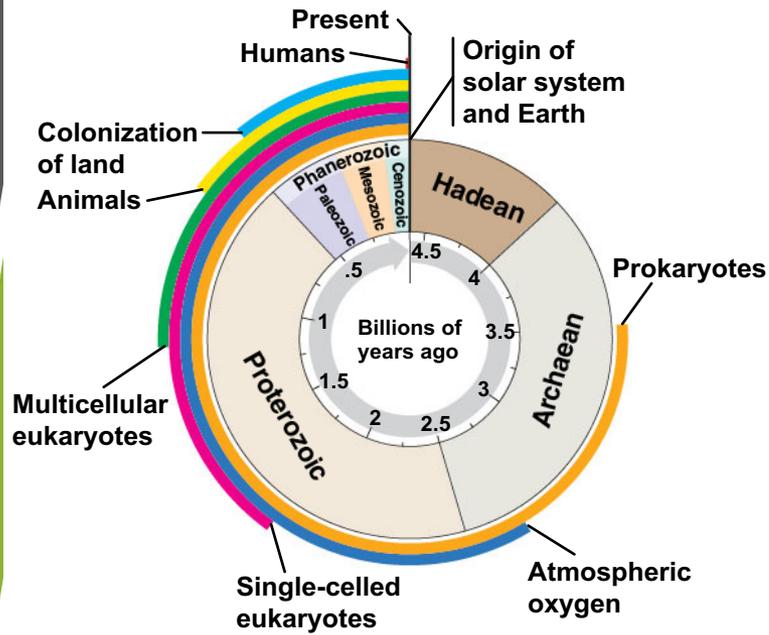


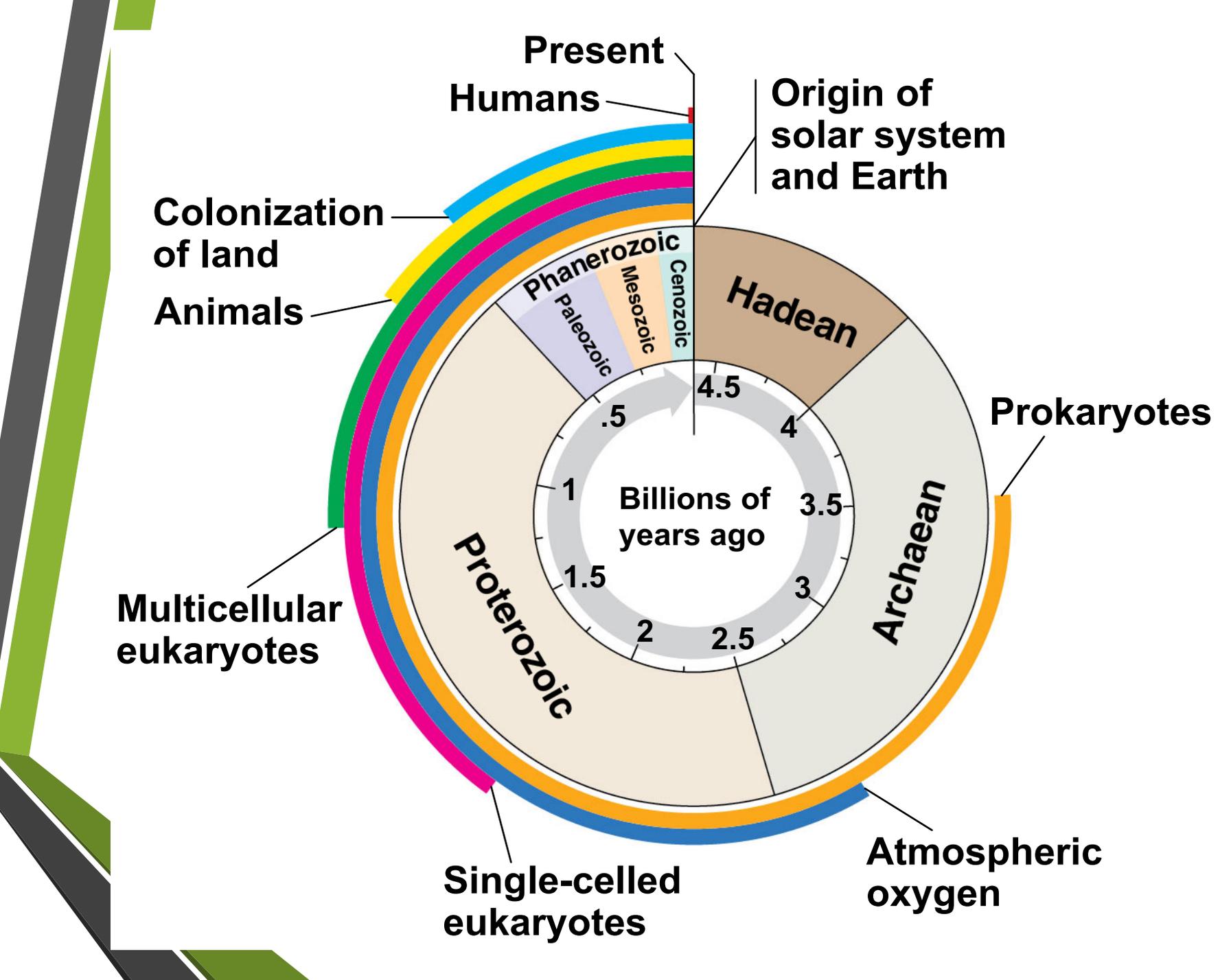
Figura 4.8 Uno schema costruito sull'analogia dell'orologio per alcuni degli eventi chiave della storia della Terra. Il conteggio dell'orologio inizia 4,6 miliardi di anni fa, con l'origine della Terra, e prosegue fino al presente.

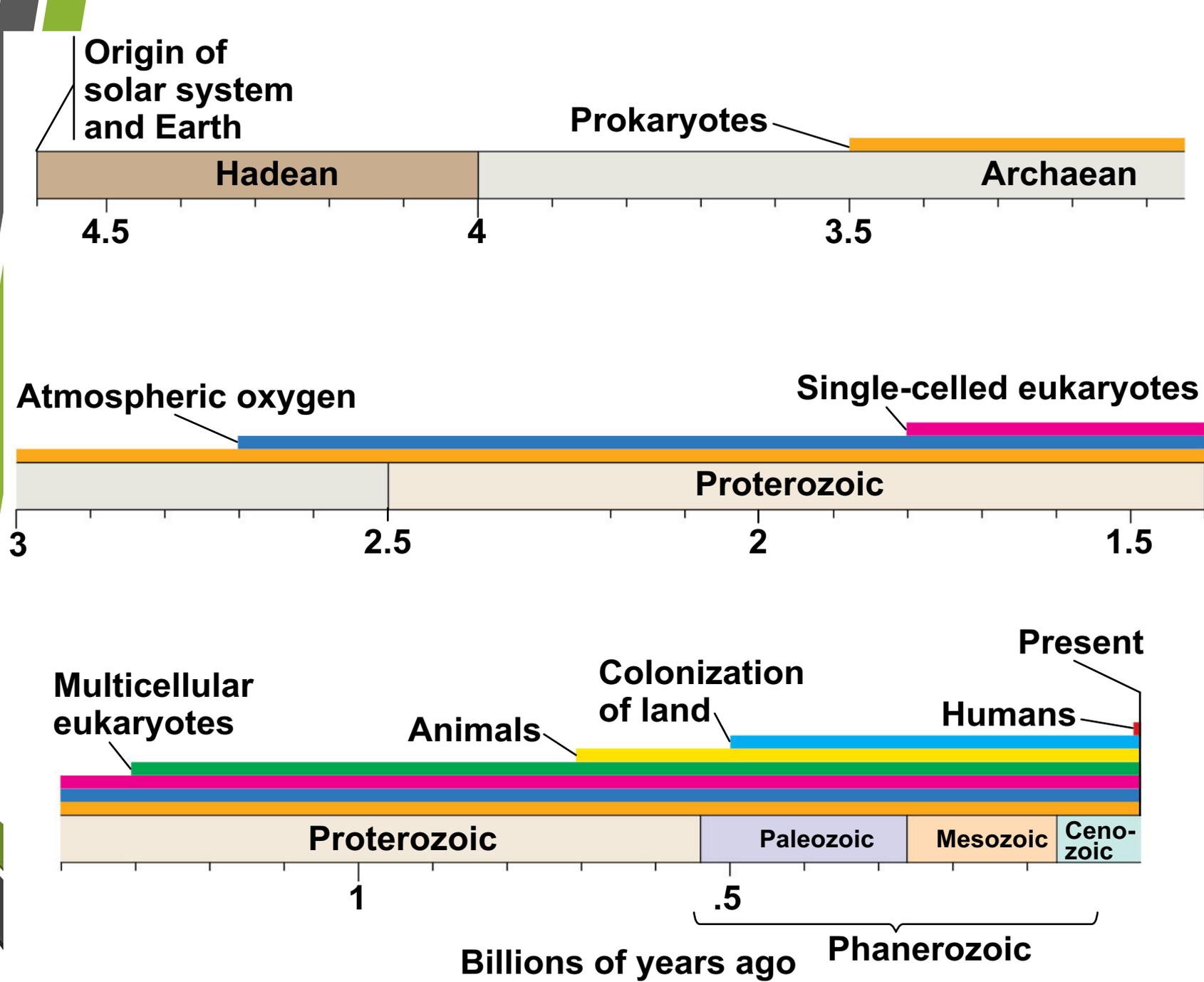
Fanerozoico (continua)	Paleozoico	Permiano		Insetti, anfibi e rettili abbondano e si diversificano nelle foreste paludose; alcuni rettili colonizzano gli oceani; i pesci colonizzano gli habitat d'acqua dolce; i continenti si fondono nella Pangea, provocando una glaciazione e l'abbassamento del livello dei mari; alla fine del periodo un'estinzione di massa elimina l'85% delle specie viventi
			290	
		Carbonifero		Le piante vascolari formano ampie foreste paludose; compaiono le prime piante a seme e i primi insetti volanti; si diversificano gli anfibi; compaiono i rettili
			354	
		Devoniano		Le piante vascolari terrestri si diversificano; funghi ed invertebrati colonizzano le terre emerse; compaiono i primi insetti; i primi anfibi colonizzano le terre; alla fine del periodo un'imponente glaciazione provoca un'estinzione di massa, soprattutto della vita marina
			417	
		Siluriano		Si diversificano gli agnati; compaiono i primi pesci con mandibola; prime piante vascolari sulle terre emerse
		443		
		Ordoviciano		Principale radiazione di invertebrati marini e pesci; alla fine del periodo un'imponente glaciazione provoca un'estinzione di massa della vita marina
		490		
	Cambriano		Diverse radiazioni dei moderni Phyla animali (esplosione del Cambriano); comunità marine semplici	
Proterozoico			543	Alta concentrazione di ossigeno nell'atmosfera; origine del metabolismo aerobico; origine delle cellule eucariotiche; evoluzione e diversificazione di protisti, funghi e animali con corpo molle
Archeano			2500	
			3800	Evoluzione dei procarioti, compresi i batteri anaerobi e quelli fotosintetici; l'ossigeno comincia ad accumularsi nell'atmosfera
			4600	Formazione della Terra e inizio delle ere geologiche; si formano la crosta terrestre, l'atmosfera e gli oceani; alla fine dell'era si origina la vita

Tabella 22.1 La scala temporale geologica e i principali eventi evolutivi

Eoni (durata rappresentata in scala)		Eone	Era	Periodo	Epoca	Milioni di anni fa	Principali eventi evolutivi		
Fanerozoico	Cenozoico	Fanerozoico	Cenozoico	Quaternario	Olocene	0,01	Origine della specie umana; le più grandi glaciazioni		
	Mesozoico				Pleistocene				
	Paleozoico				Pliocene				
Proterozoico								5,2	Angiosperme e mammiferi si differenziano ulteriormente e dominano gli habitat terrestri
							Miocene		
								23	Divergenza dei primati; origine delle scimmie antropomorfe
							Terziario	Oligocene	
								33,4	
								55	Angiosperme ed insetti si diversificano; si differenziano i moderni ordini dei mammiferi
								Paleocene	65
		Mesozoico	Cretaceo						
							144	Negli habitat terrestri abbondano le gimnosperme; compaiono le prime angiosperme; si diversificano i pesci moderni; i dinosauri si diversificano e dominano gli habitat terrestri; compaiono rane, salamandre, lucertole ed uccelli; i continenti continuano a separarsi	
			Giurassico						
	206	I pesci predatori ed i rettili dominano gli oceani; le gimnosperme dominano gli habitat terrestri; radiazione dei dinosauri; origine dei mammiferi; la Pangea inizia a dividersi; alla fine del periodo si verifica un'estinzione di massa							
Triassico									
	251								







- O_2 si è accumulato gradualmente nell'atmosfera da circa 2,7 a 2,4 miliardi di anni fa, per poi salire rapidamente a circa l'1% ed il 10% del livello attuale
- Questa “rivoluzione ossigenica” ha causato l'estinzione di molti gruppi di procarioti
- Alcuni gruppi furono capaci di sopravvivere in ambienti anaerobici; altri si adattarono usando la respirazione cellulare per accumulare energia

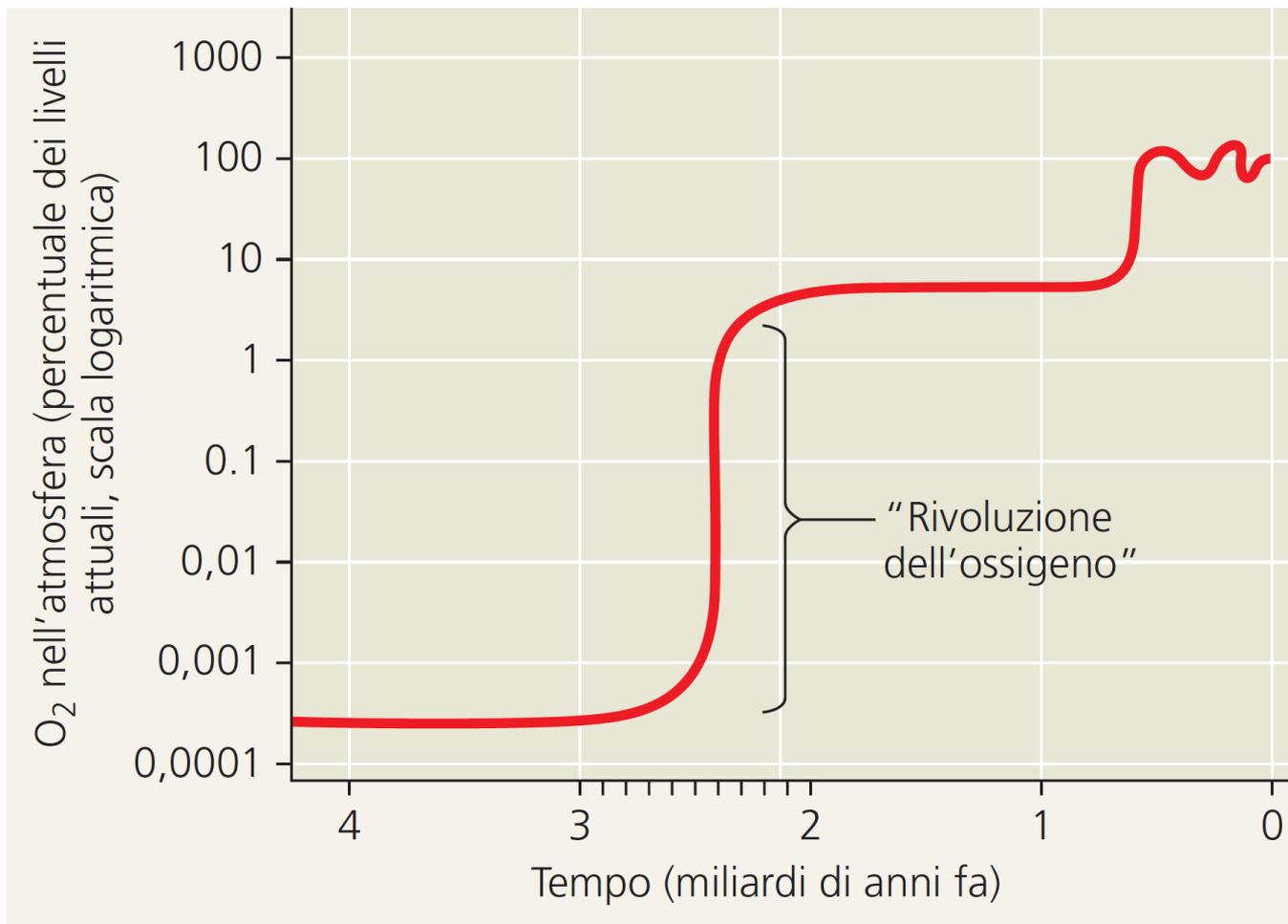


Figura 4.9 L'aumento dell'ossigeno atmosferico.

Le analisi chimiche delle rocce più antiche hanno permesso di completare questa ricostruzione dei livelli di ossigeno atmosferico durante tutta la storia della Terra.

I primi eucarioti

- I piú antichi fossili di eucarioti datano a circa 1,8 miliardi di anni fa
- Le cellule eucariotiche hanno una membrana nucleare, mitocondri, reticolo endoplasmatico e un citoscheletro
- Gli eucarioti si sono originati per **endosimbiosi** quando una cellula procariotica ha inglobato una piccola cellula che sarebbe poi evoluta in un mitocondrio
- Un endosimbionte è una cellula che vive all'interno di una cellula ospite

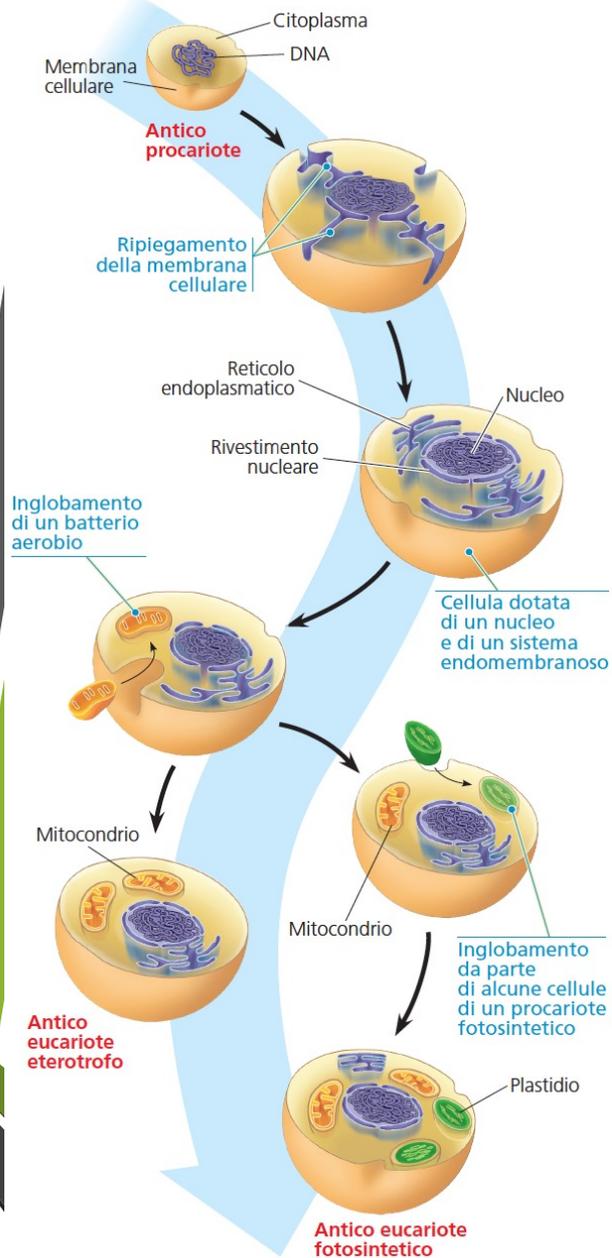


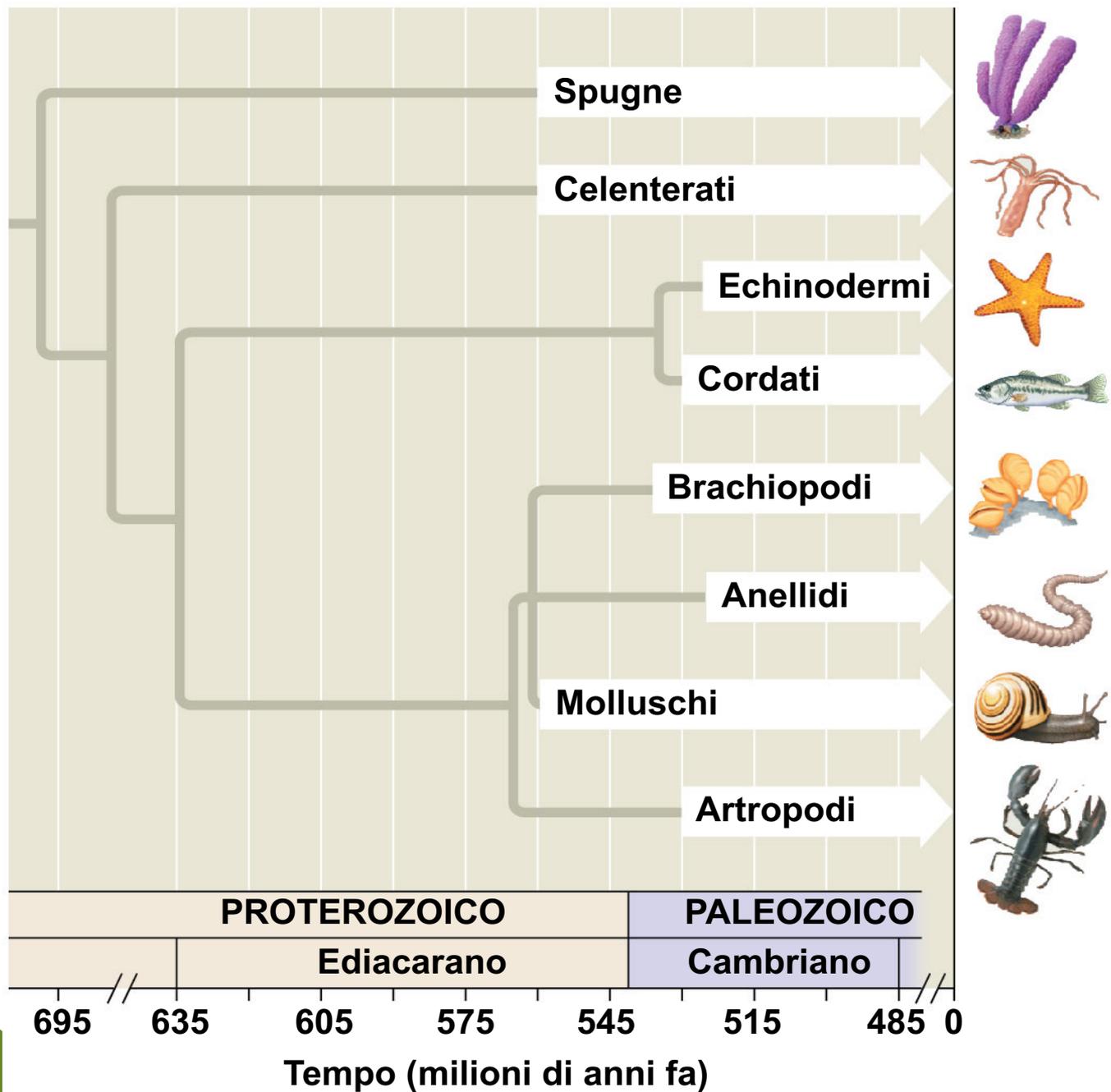
Figura 4.10 Un'ipotesi dell'origine degli eucarioti per endosimbiosi seriale. Gli antenati dei mitocondri erano procarioti aerobi eterotrofi (ciò significa che utilizzavano l'ossigeno per metabolizzare molecole organiche ottenute da altri organismi). Gli antenati dei plastidi erano procarioti fotosintetici. In questa figura le frecce rappresentano cambiamenti verificatisi nel tempo evolutivo.

L'origine della multicellularità

- L'evoluzione delle cellule eucariotiche permise la differenziazione di un piú grande numero di forme unicellulari
- Una seconda ondata di diversificazione avvenne con la multicellularità che dette origine a alghe, piante, funghi ed animali

L'esplosione del Cambriano

- **L'esplosione del Cambriano** è l'improvvisa apparizione nel Cambriano (535-525 milioni di anni fa) di fossili somiglianti ai moderni phyla di animali
- Alcuni phyla apparvero anche prima: spugne, celenterati e molluschi



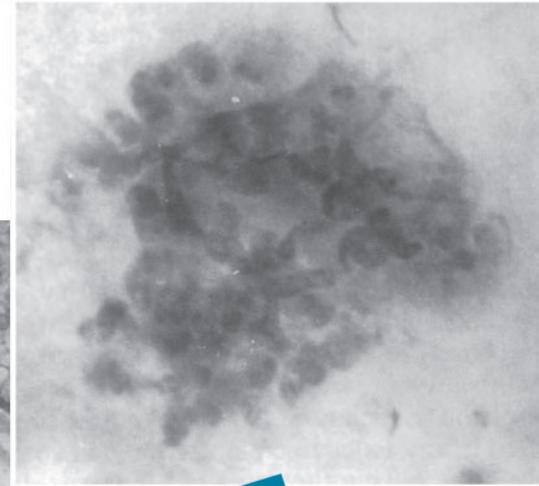
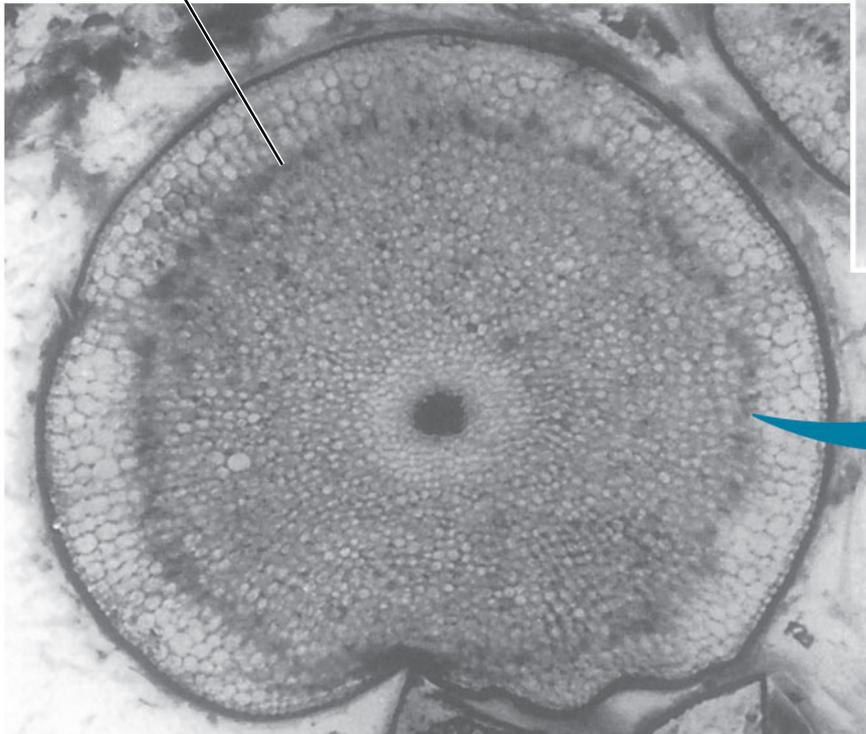
La colonizzazione dell'ambiente terrestre

- Funghi, piante e animali colonizzarono la terra 500 milioni anni fa
- Molte piante produssero adattamenti per riprodursi sulla terra e evitare la disidratazione

Per es., un sistema vascolare per trasportare sostanze apparve circa 420 milioni di anni fa
- Piante e funghi colonizzarono probabilmente la terra insieme
- Piante fossilizzate mostrano evidenza di associazioni mutualmente vantaggiose con i funghi (micorrize) ancora esistenti al giorno d'oggi

Micorrize

**Zona di cellule
contenenti arbuscoli**



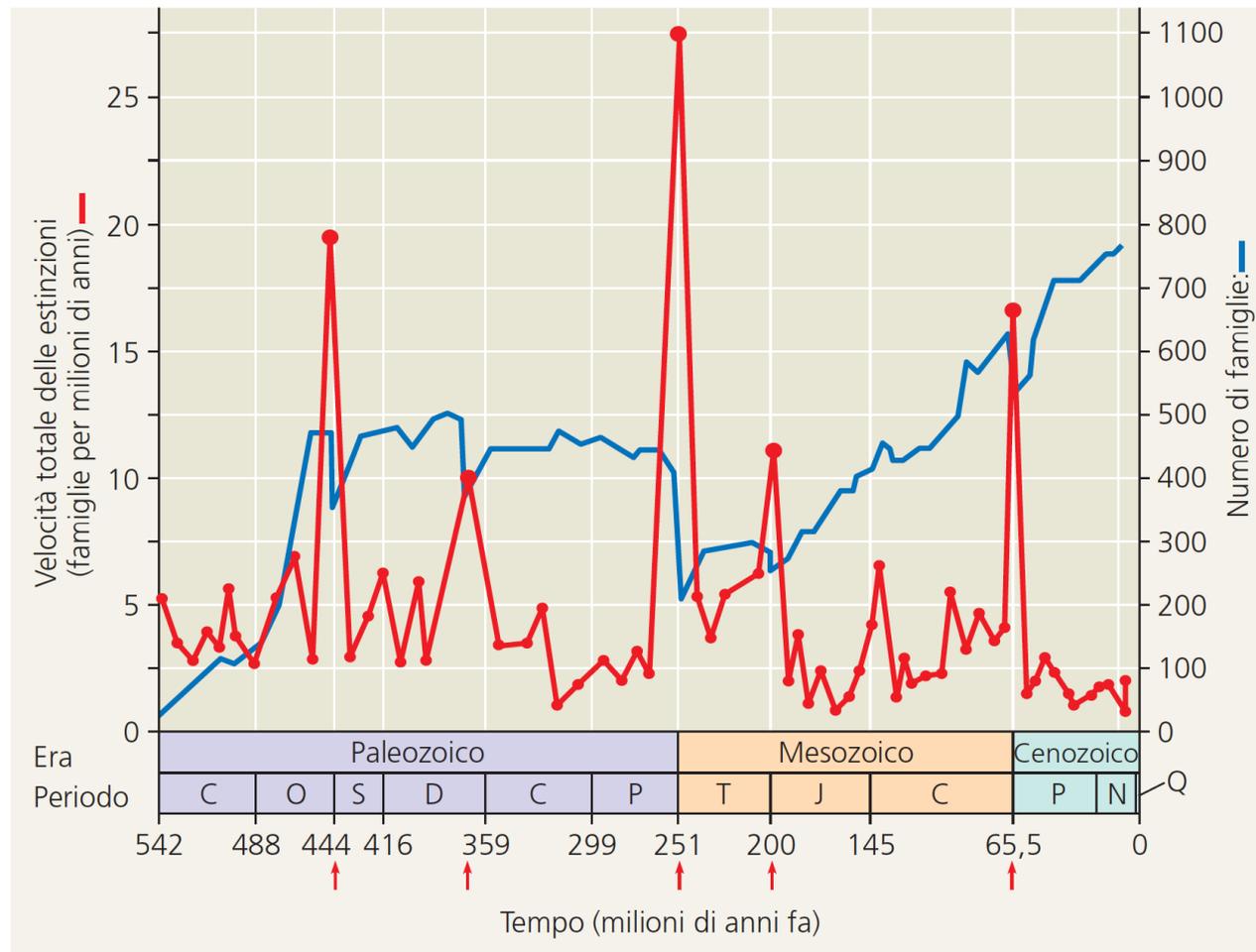
100 nm

- Artropodi e tetrapodi sono gli animali terrestri piú diffusi e piú diversificati
- I tetrapodi si sono evoluti da un gruppo di pesci con pinne lobate circa 365 milioni di anni fa
- La linea evolutiva dei tetrapodi che ha portato all'uomo si separò da quella degli altri ominidi (oggi ominini) 6–7 milioni di anni fa e la nostra specie ebbe origine solo 195.000 anni fa

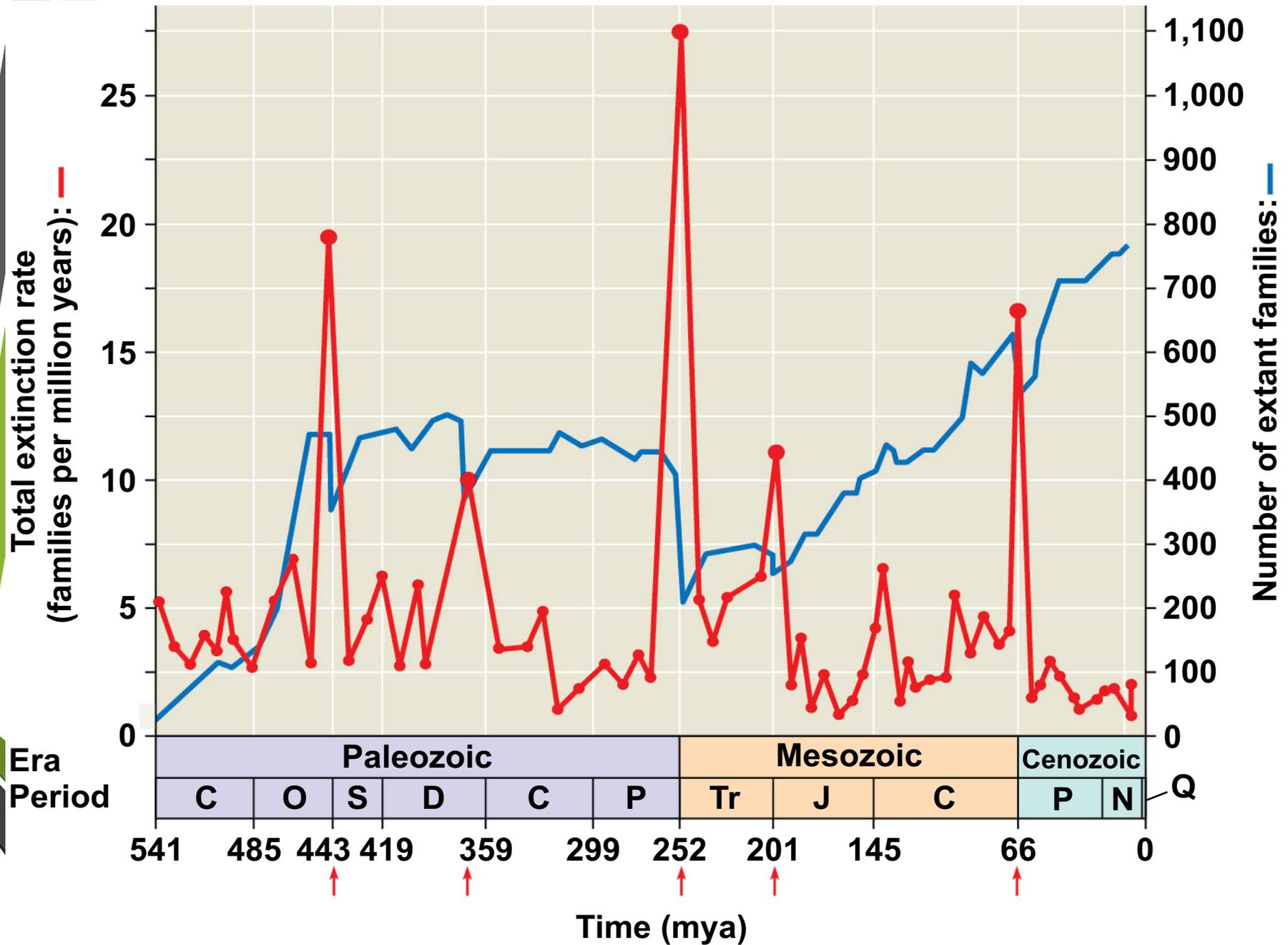
L'ascesa ed il declino dei vari gruppi di organismi rispecchiano differenti ritmi di speciazione ed estinzione

Figura 4.17 Le estinzioni di massa e la diversità della vita. Le cinque estinzioni di massa generalmente riconosciute, indicate dalle frecce rosse, rappresentano picchi nella velocità di estinzione delle specie di animali marini (la linea rossa e l'asse verticale a sinistra). Queste estinzioni di massa hanno interrotto il tendenziale aumento generale di famiglie di animali marini nel corso del tempo (la linea blu e l'asse verticale a destra).

INTERPRETARE I DATI Il 96% delle specie di animali marini si estinse durante l'estinzione di massa del Permiano. Spiegate perché in corrispondenza di tale periodo la curva blu mostra una caduta solo del 50%.



Le cinque grandi estinzioni di massa



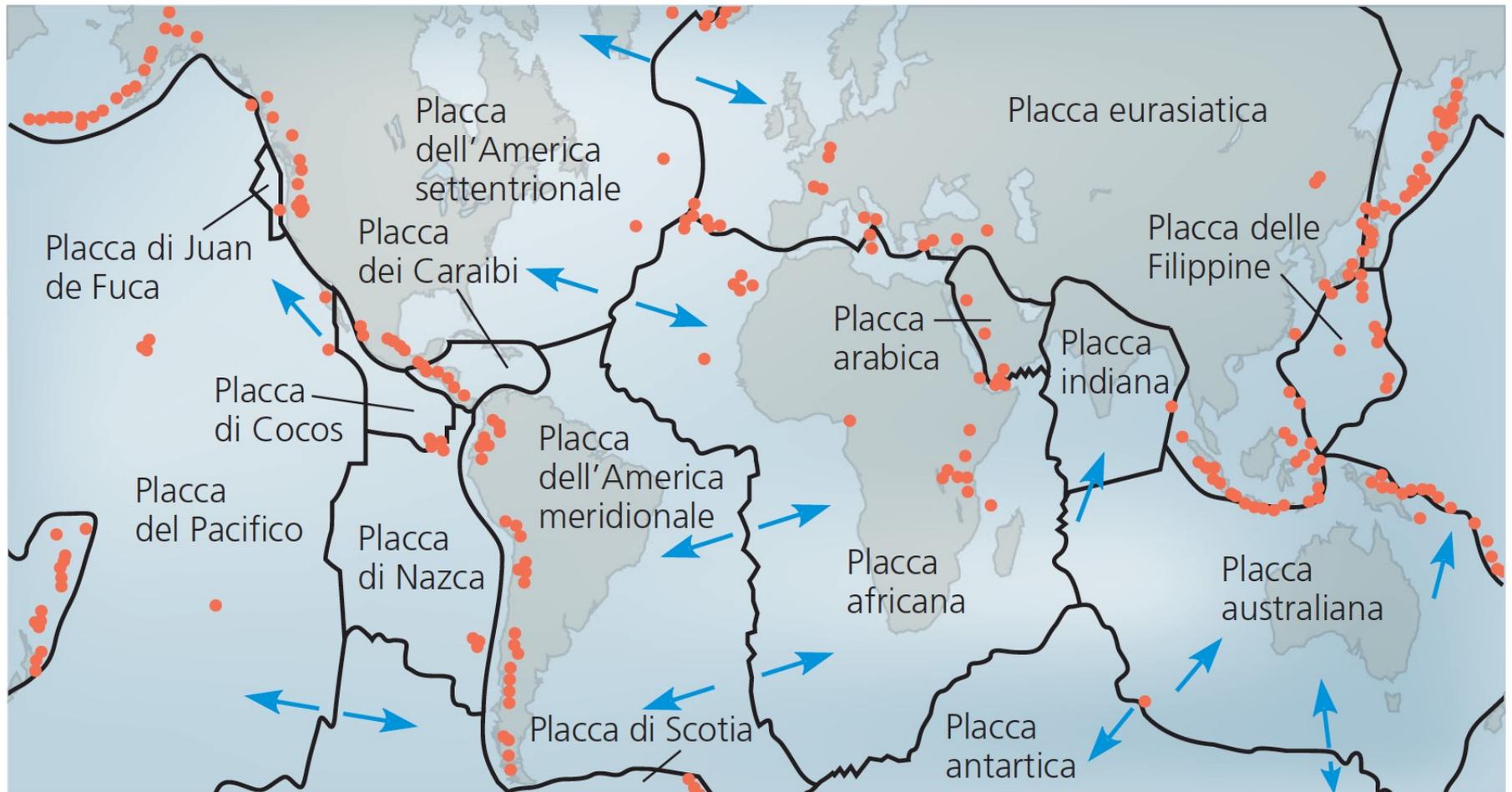
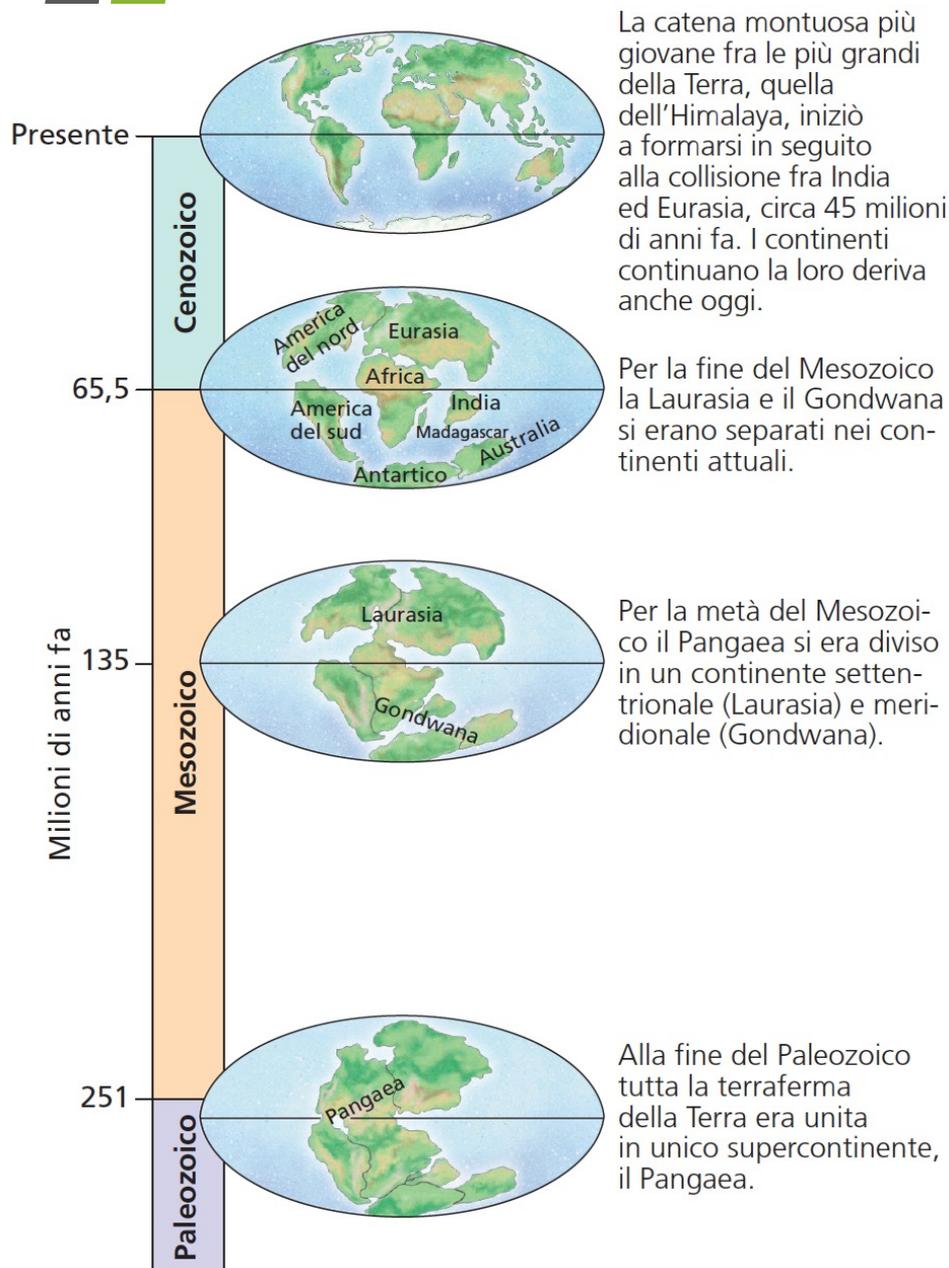


Figura 4.15 Le principali placche continentali. Le frecce indicano la direzione del movimento. I punti di colore arancio rappresentano le zone a violenta attività tettonica.



La catena montuosa più giovane fra le più grandi della Terra, quella dell'Himalaya, iniziò a formarsi in seguito alla collisione fra India ed Eurasia, circa 45 milioni di anni fa. I continenti continuano la loro deriva anche oggi.

Per la fine del Mesozoico la Laurasia e il Gondwana si erano separati nei continenti attuali.

Per la metà del Mesozoico il Pangaea si era diviso in un continente settentrionale (Laurasia) e meridionale (Gondwana).

Alla fine del Paleozoico tutta la terraferma della Terra era unita in unico supercontinente, il Pangaea.

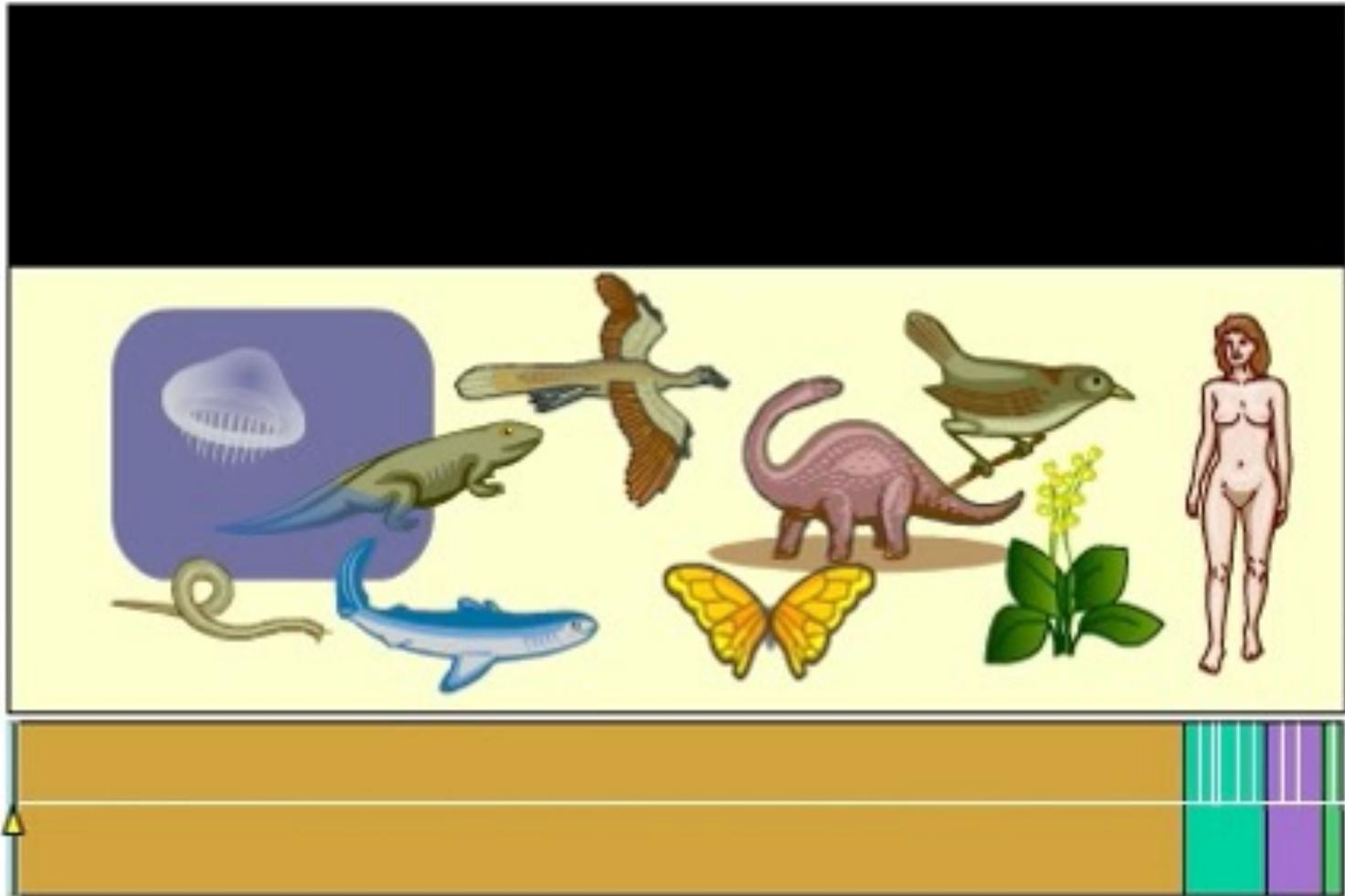
Figura 4.16 La storia della deriva dei continenti nel corso dell'eone Fanerozoico.

? *L'attuale direzione di movimento della placca australiana (Figura 4.15) è analoga a quella seguita nei 65 milioni di anni precedenti?*



Figura 4.18 Un trauma per la vita del Cretaceo. Sul fondo del Mar dei Caraibi, il cratere Chicxulub, risalente a 65 milioni di anni fa, misura 180 km di diametro. La forma a zoccolo del cratere e lo schema dei frammenti rinvenuti nelle rocce sedimentarie indicano che l'asteroide o la cometa colpirono con un basso angolo provenendo da sud-est. Questo disegno rappresenta l'impatto e i suoi effetti immediati – una nuvola di vapore ad alta temperatura e di detriti che potrebbe aver ucciso molte delle piante e degli animali del Nord America nel giro di poche ore.

Animazione: Il record geologico



Geologic record

Modelli macroevolutivi (Modo)

Anagenesi

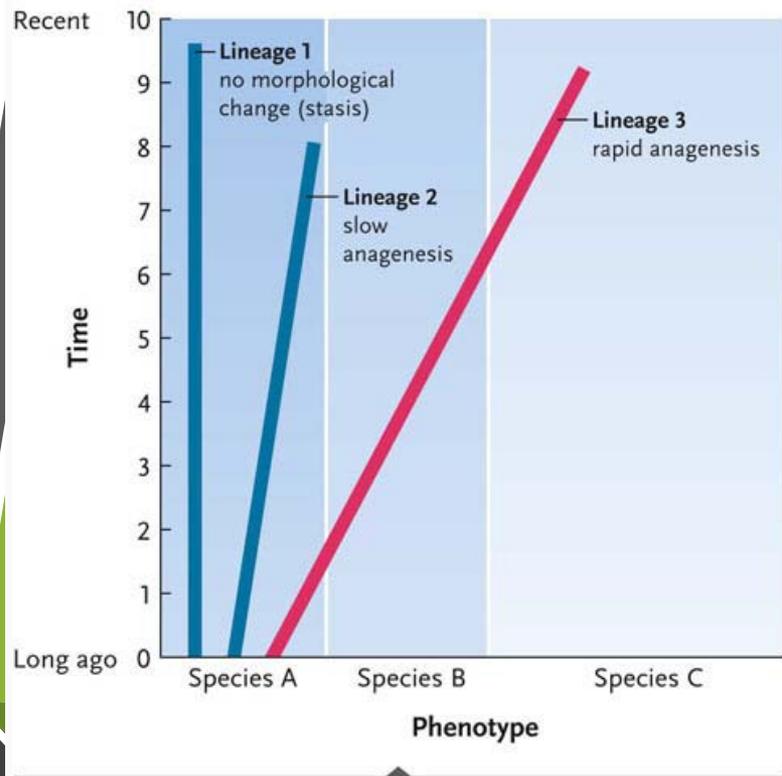
- Accumulo di variazioni nella linea evolutiva per adattamento all'ambiente
- Non c'è aumento nel numero di specie

Cladogenesi

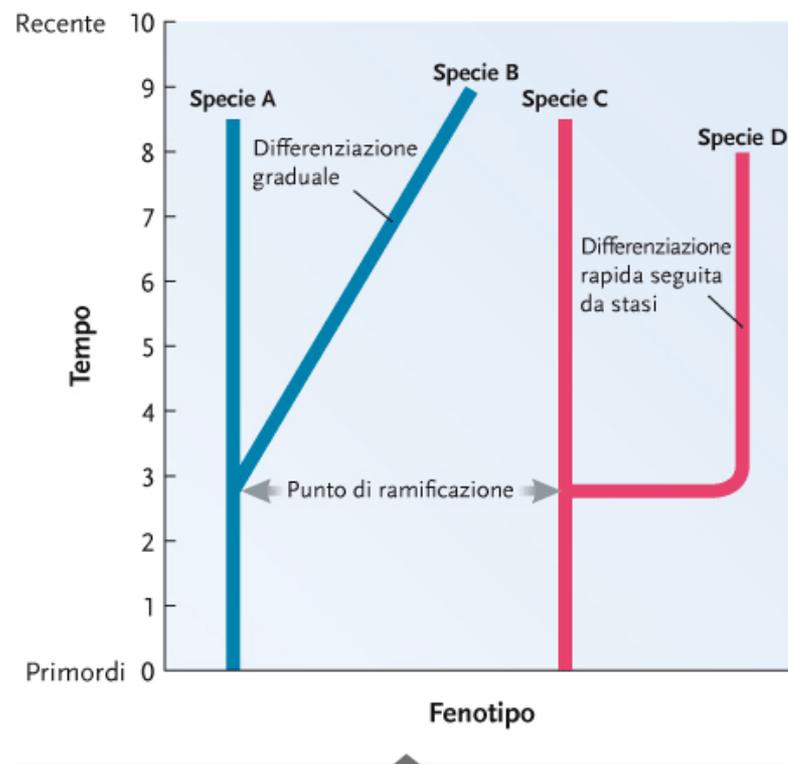
- Evoluzione di due o più specie discendenti da un antenato comune
- Aumento nel numero di specie

Modelli macroevolutivi (Modo)

a. Anagenesis

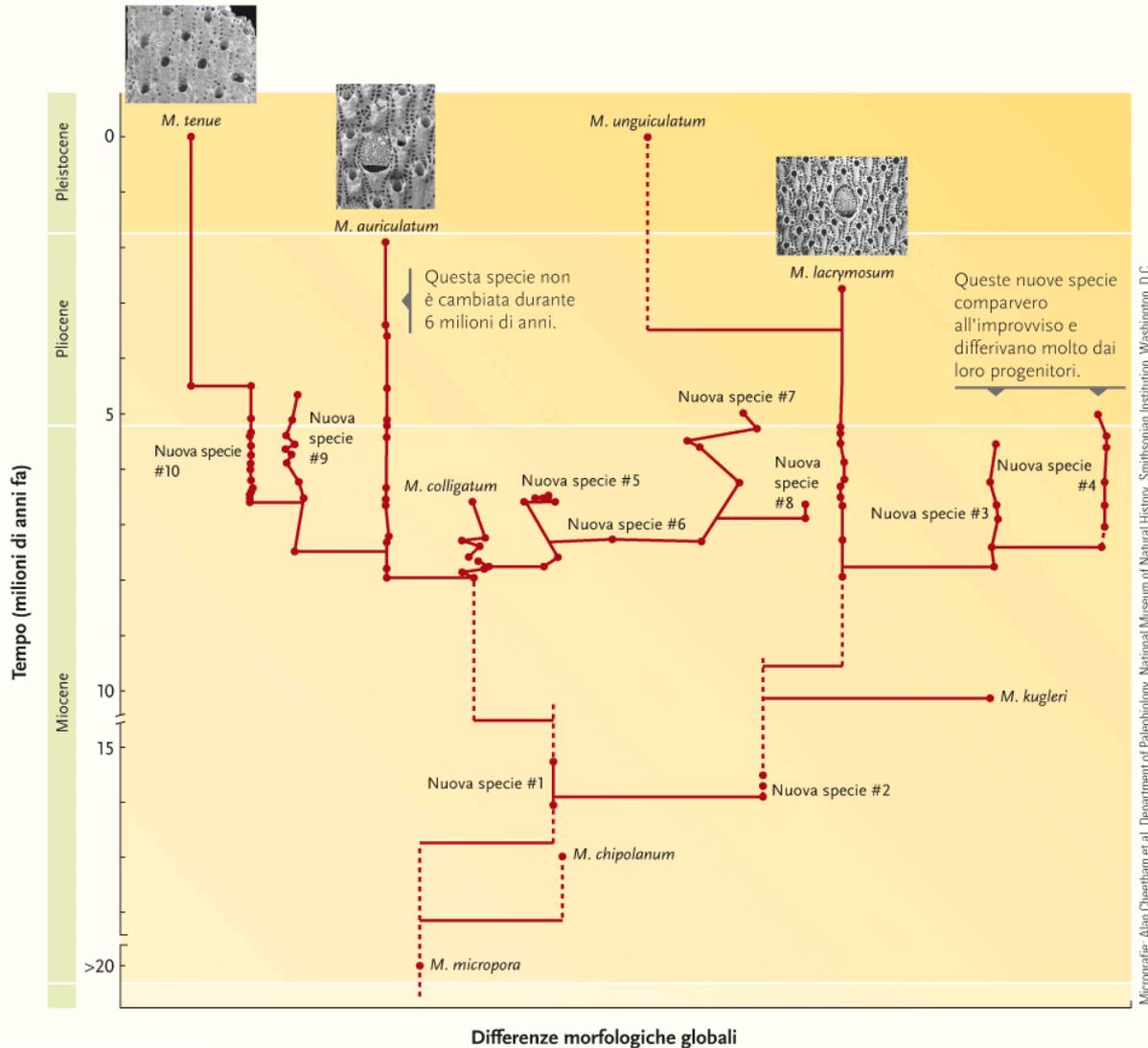


b. Cladogenesis



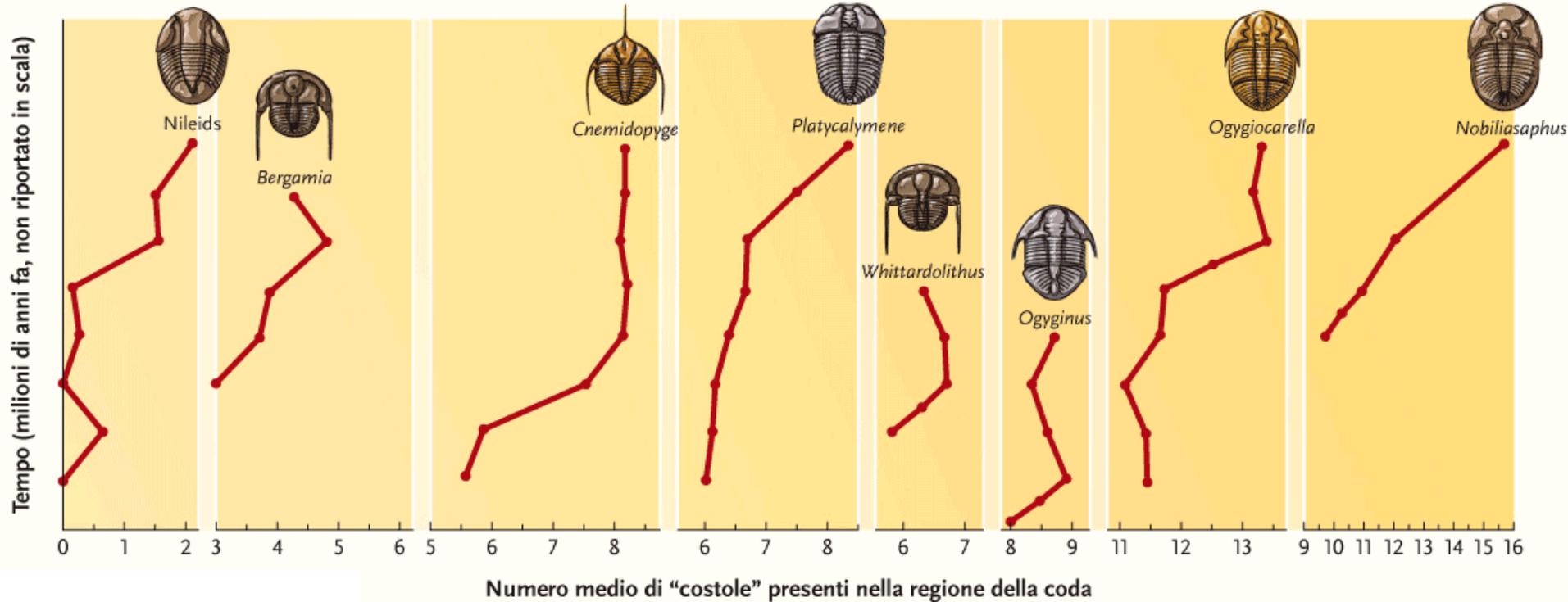
Modelli macroevolutivi (Tempo)

Equilibrio punteggiato



Modelli macroevolutivi (Tempo)

Gradualismo



(a) Nel modello degli equilibri punteggiati le nuove specie subiscono i maggiori cambiamenti soprattutto nella fase iniziale di separazione dalla specie parentale, mentre vanno incontro solo a piccole variazioni per tutto il resto della loro esistenza.



(b) Nel modello graduale le specie divergono l'una dall'altra più lentamente e costantemente nel tempo.

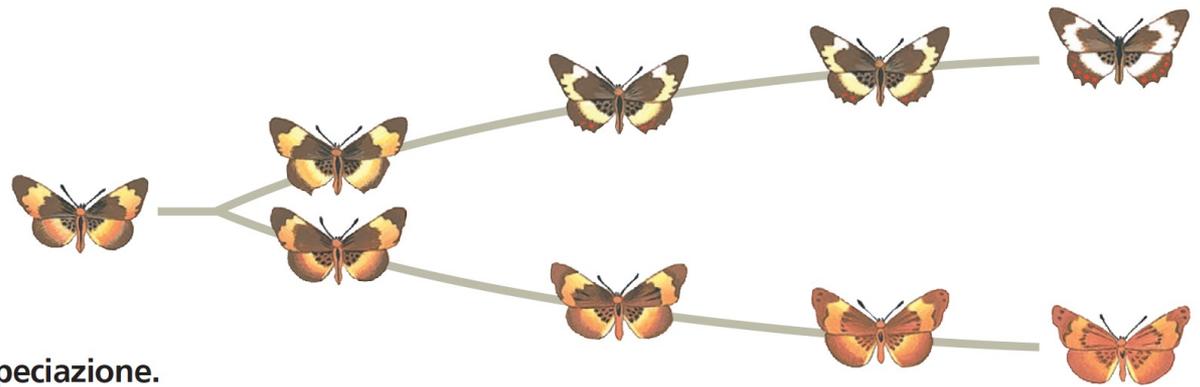
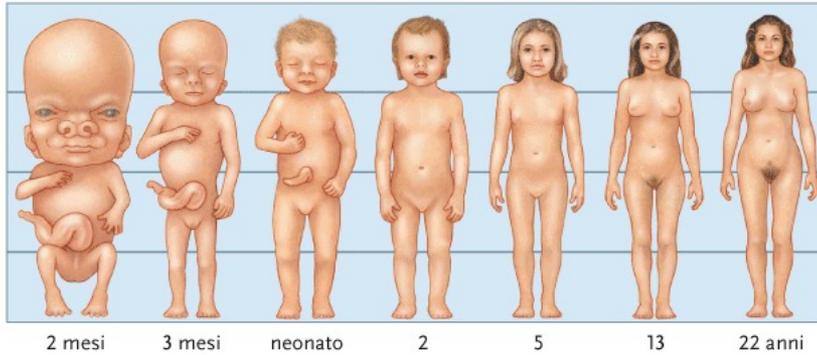


Figura 3.16 Due modelli relativi al tempo di speciazione.

Figura 22.14
Esempi di crescita
allometrica.

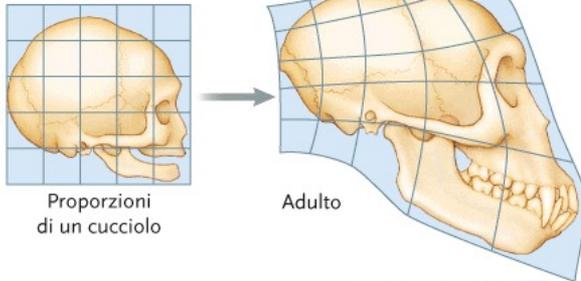
a. Crescita allometrica nella specie umana



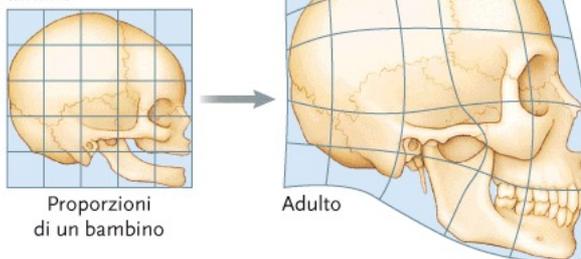
La specie umana mostra una crescita allometrica a partire dallo sviluppo prenatale fino all'età adulta. La nostra testa cresce più lentamente rispetto alle altre parti del corpo; le nostre gambe crescono più velocemente.

b. Crescita differenziale nel cranio
dello scimpanzé e dell'uomo

Cambiamenti nel cranio
dello scimpanzé



Cambiamenti nel cranio
umano



Novità morfologiche

Crescita allometrica

Animazione: crescita allometrica

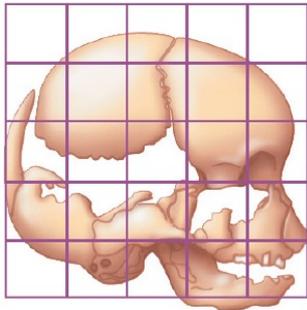


Copyright © 2006 Pearson Education, Inc.,
publishing as Benjamin Cummings

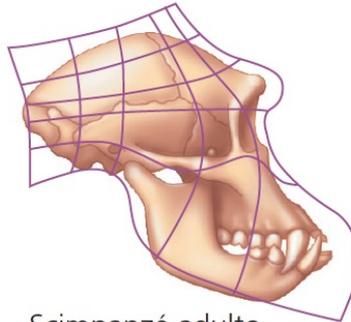


Neonato di scimpanzé

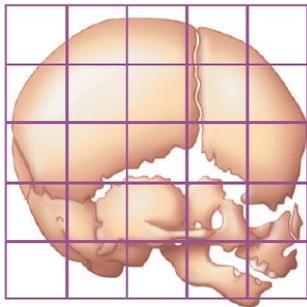
Scimpanzé adulto



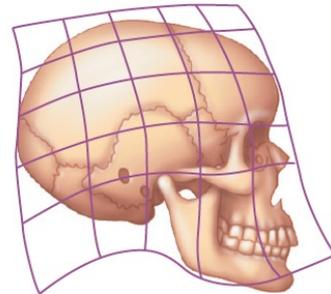
Feto di scimpanzé



Scimpanzé adulto



Feto di essere umano



Essere umano adulto

Figura 4.23 Velocità relative della crescita dei crani.

Nella linea evolutiva degli esseri umani, le mutazioni hanno rallentato la crescita della mascella rispetto alle altre parti del cranio; di conseguenza, negli esseri umani il cranio di un adulto è più simile a quello di un bambino di quanto non avvenga per gli scimpanzé.

Eterocronia: Pedomorfosi



Figura 22.15

Pedomorfosi nelle salamandre. Alcune salamandre dalla bocca piccola (*Ambystoma talpoideum*) vanno incontro a metamorfosi perdendo le branchie e sviluppando i polmoni (a sinistra). Altre sono pedomorfiche: mantengono le caratteristiche morfologiche dello stadio giovanile, ad esempio le branchie, anche dopo aver raggiunto la maturità sessuale (a destra).



Figura 4.24 La pedomorfosi. Gli adulti di alcune specie conservano delle caratteristiche che, nei loro antenati, erano proprie dei cuccioli. Questa salamandra è un axolotl: una specie acquatica che diventa un adulto sessualmente maturo, ma, al tempo stesso, mantiene certe caratteristiche proprie del suo stato di larva (girino); fra queste anche la presenza delle branchie.

D. decorum



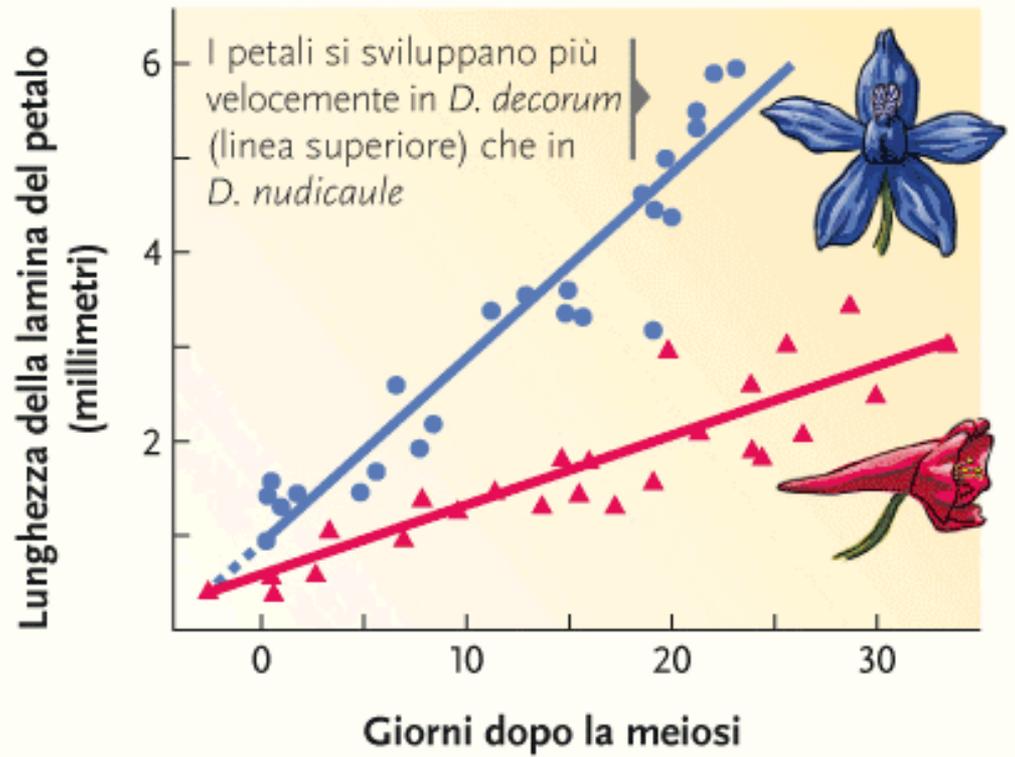
Gary Head

D. nudicaule



Gary Head

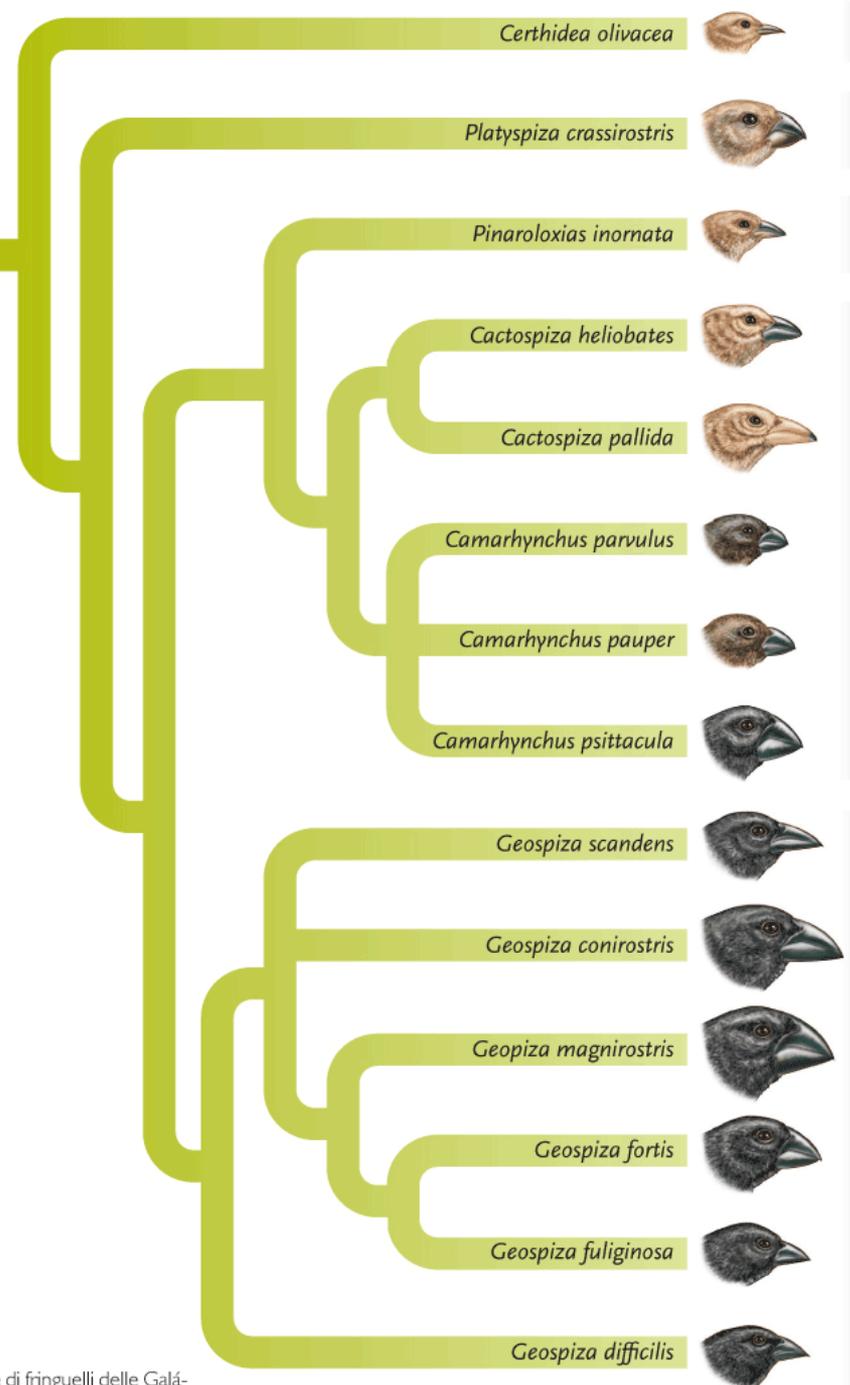
Eterocronia: Pedomorfosi



Tendenze macroevolutive della morfologia

- *Aumento dimensioni corporee*
- *Complessità morfologica*
- *Diversi fenomeni attivano l'evoluzione di novità morfologiche*

FRINGUELLO ANCESTRALE



Il piccolo fringuello canoro si nutre di insetti.

Il fringuello vegetariano si nutre di boccioli.

Il fringuello delle isole Cocos vive su un'isola che non fa parte delle Galápagos.

I fringuelli degli alberi si nutrono di insetti.

I fringuelli di terra e dei cactus si nutrono di semi o di fiori e frutti dei cactus.

Tendenze macroevolutive nella biodiversità

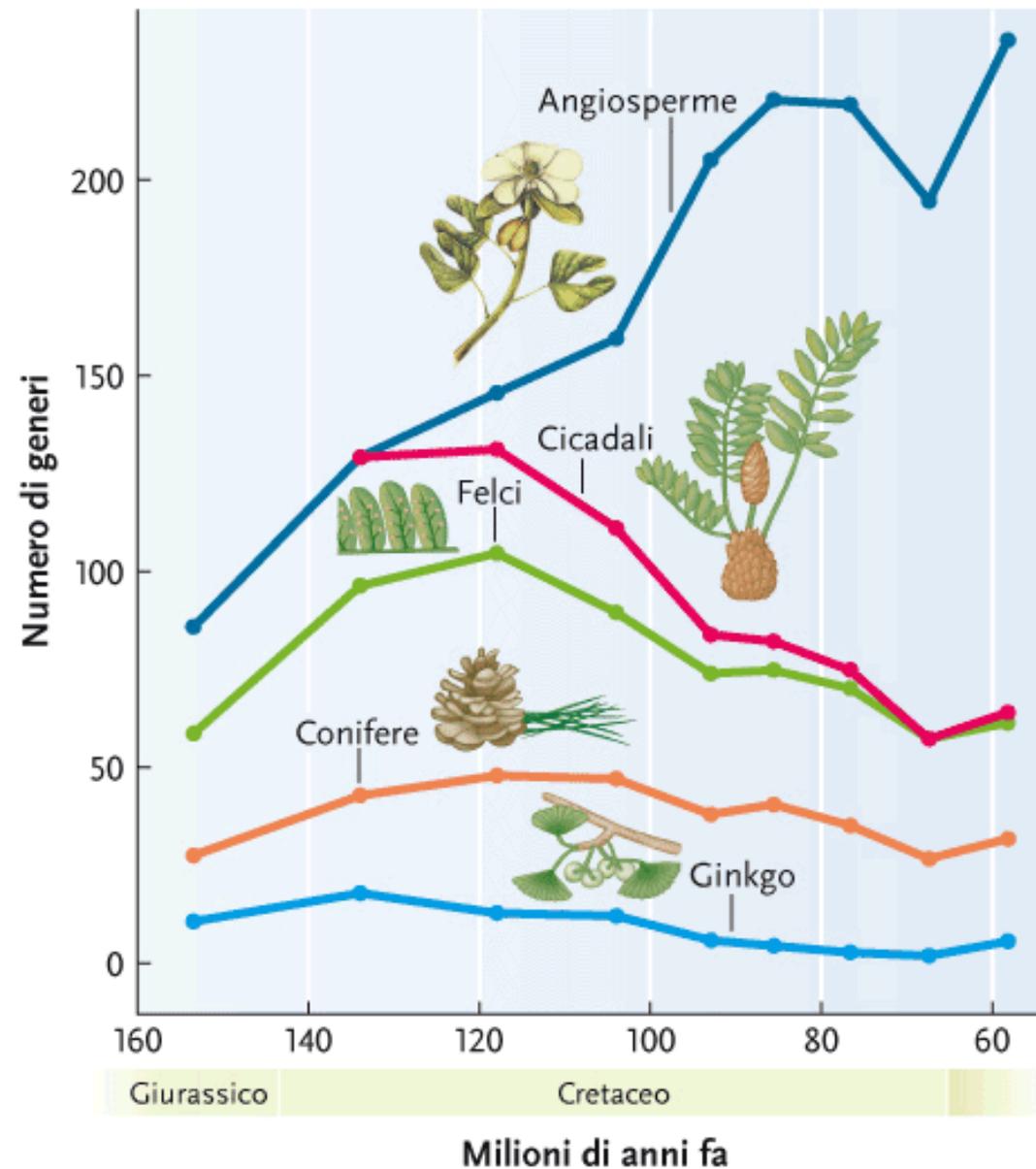
Radiazione adattativa

Gruppo di specie strettamente correlate tra loro che occupano habitat differenti.

Le specie ancestrali hanno occupato zone adattative vuote (non occupate o rese disponibili per estinzione)

Stephen L. Wolfe
Biologia
EdiSES

7
adattativa. Le 14 specie di fringuelli delle Galá-
discendenti di un'unica specie ancestrale.



*Tendenze macroevolutive
nella biodiversità*

*La biodiversità è
ripetutamente
aumentata*

Figura 22.19

Storia della diversità delle piante vascolari. La diversità delle angiosperme aumentò durante l'era Mesozoica, mentre si ridusse la diversità di altri gruppi.

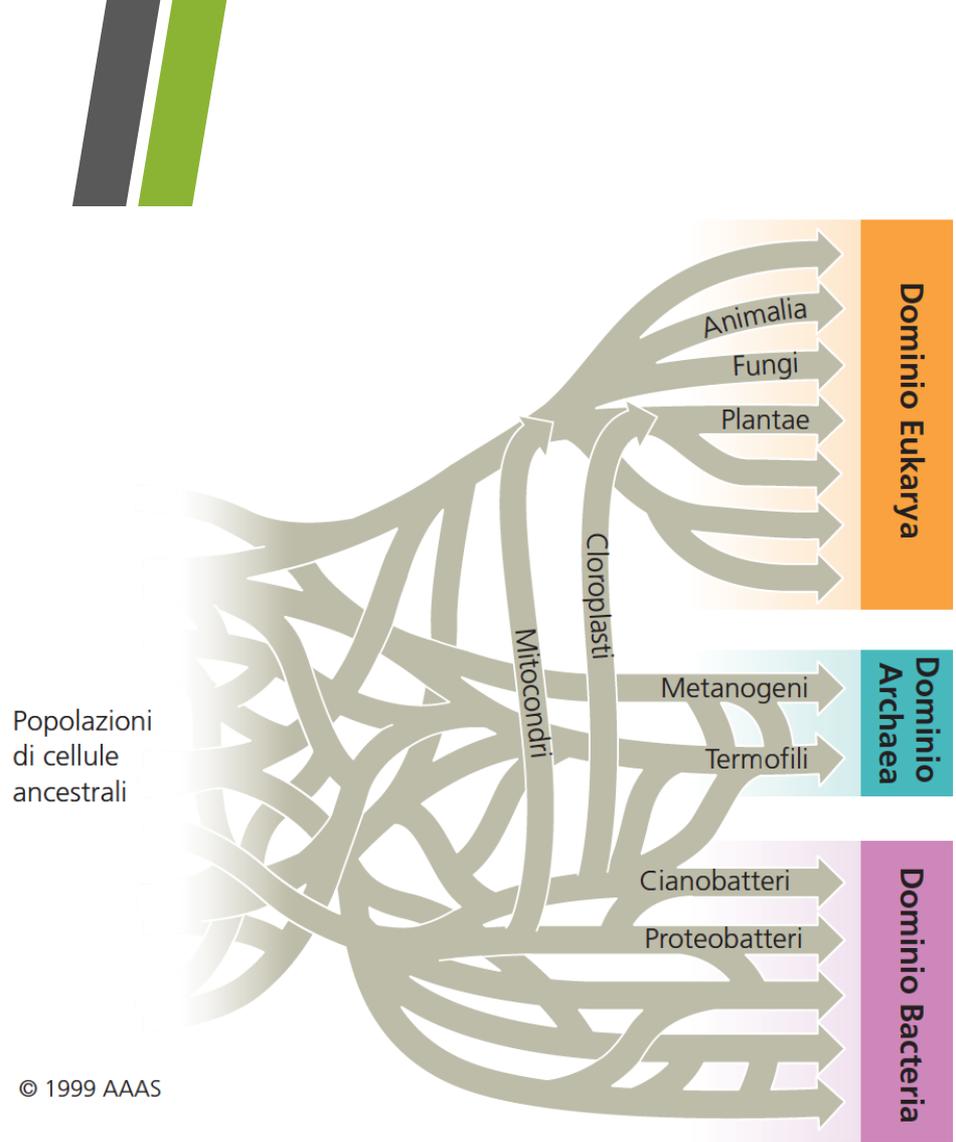
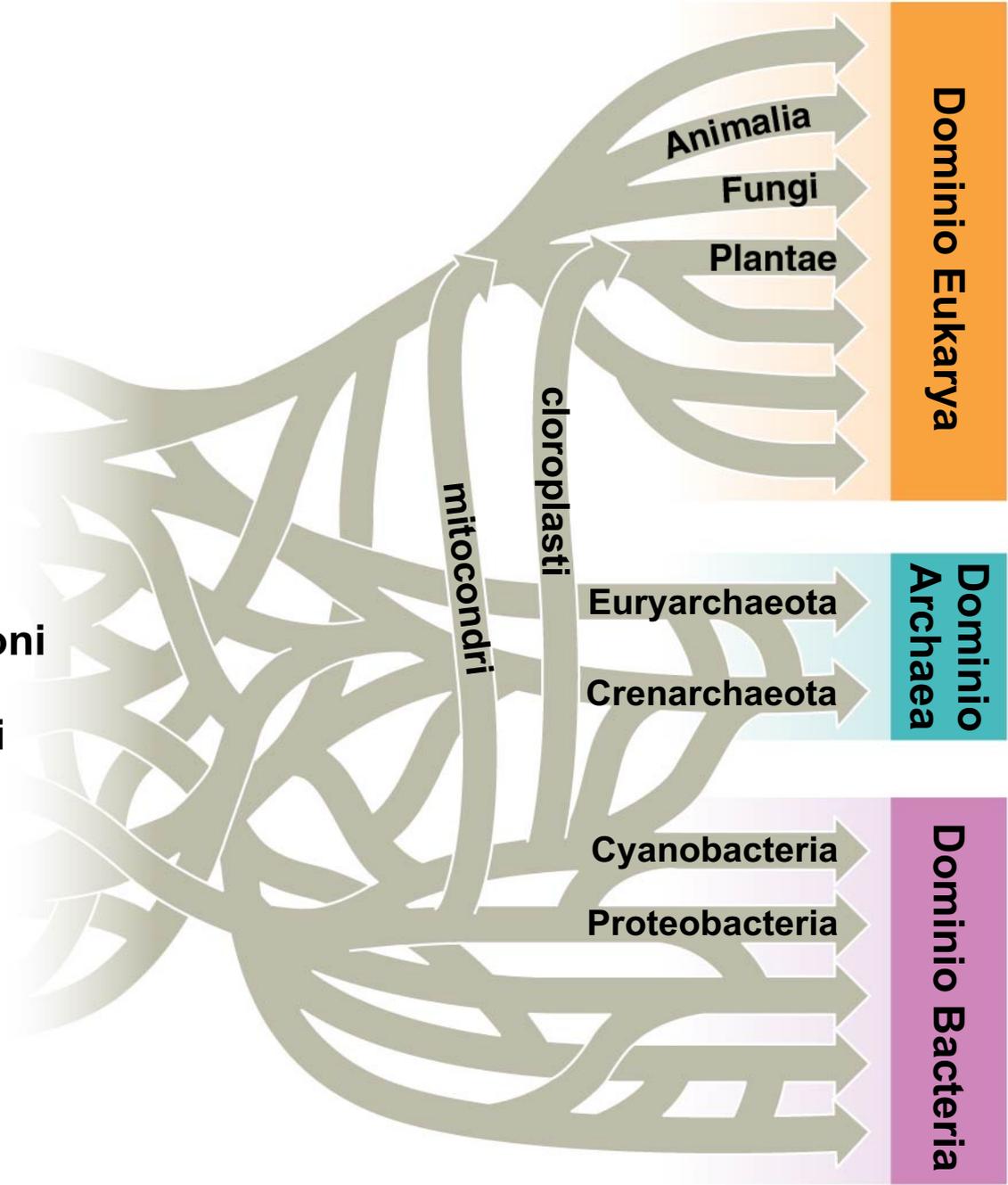


Figura 5.23 L'intricata rete della vita. È possibile che il trasferimento genico orizzontale fosse talmente comune nella storia iniziale della vita che la base dell'"albero della vita" potrebbe forse essere meglio rappresentata come una rete intricata.

Popolazioni di cellule ancestrali



Dominio Eukarya

Animalia

Fungi

Plantae

Dominio Archaea

Euryarchaeota

Crenarchaeota

Dominio Bacteria

Cyanobacteria

Proteobacteria

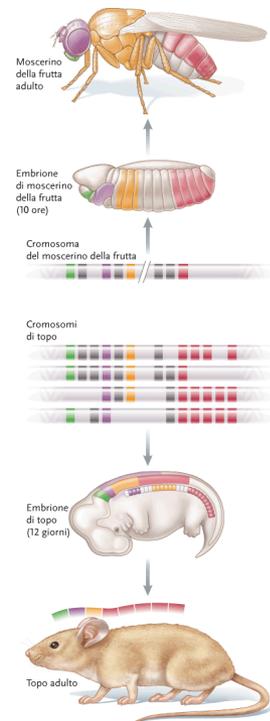
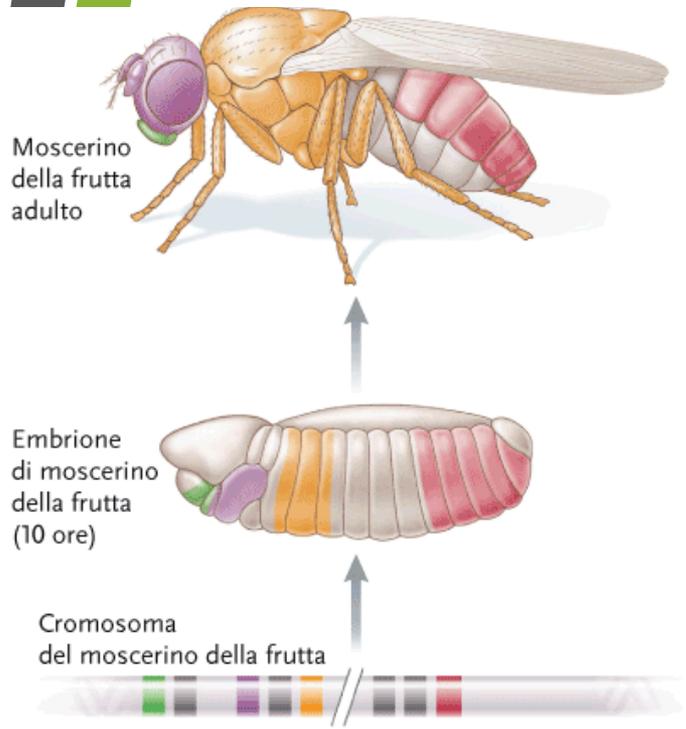
mitochondri

cloroplasti

Evo-Devo *Biologia dello sviluppo evolutivo*

- La maggior parte degli organismi condivide gli stessi geni regolatori (geni omeotici)
- L'attivazione o disattivazione di questi geni possono controllare lo sviluppo dei fenotipi e delle loro variazioni

Evo-Devo: geni Hox



Stephen L. Wolfe
Biologia
EdiSES

Comuni negli animali

Homeobox

- Sequenza di 180 nucleotidi
- Codifica per *omeodomini* (parte di una proteina che agisce come un fattore di trascrizione)

Figura 22.21
Geni Hox. La sequenza lineare dei geni Hox sui cromosomi e l'espressione dei geni Hox in diverse regioni del corpo sono caratteristiche che sono state conservate dall'evoluzione. Ogni banda colorata presente sui cromosomi raffigurati nell'illustrazione rappresenta un differente gene che appartiene alla famiglia dei geni Hox. I moscerini della frutta possiedono un gruppo di geni Hox disposti, su di un singolo cromosoma, nello stesso ordine secondo cui sono espressi nell'embrione del moscerino. I topi, così come tutti i mammiferi, hanno quattro gruppi di geni Hox, disposti su quattro cromosomi, che sono espressi negli embrioni di topo nello stesso ordine in cui sono espressi i geni Hox dei moscerini della frutta. I disegni del moscerino della frutta e del topo adulti mostrano le regioni del corpo dell'animale influenzate dall'espressione, durante la loro forma embrionale, dei geni Hox.

Omeosi in angiosperme

- **MADS-Box**
- 168-180 nucleotidi
- La formazione delle parti fiorali è regolata da questi geni, nel modello ABC la presenza o assenza di differenti classi di fattori di trascrizione nelle differenti parti di un fiore regola lo sviluppo degli organi fiorali.
- Una mutazione nei geni della classe A influenza lo sviluppo di sepali e petali, una in geni della classe B petali e stami, e nella classe C stami e carpelli (tutte le tre classi sono costituite da geni omeotici che sono trascritti in proteine, ciascuna di queste proteine contiene una regione MADS-Box che permette alla proteina di legarsi a porzioni di DNA e quindi di funzionare come regolatori della trascrizione.)

Omeosi in angiosperme

- Il modello ABC propone che i geni di classe A da soli sono responsabili per lo sviluppo dei sepali, e agiscono insieme a quelli della classe B per lo sviluppo dei petali. I geni di classe C da soli sono responsabili dell'attivazione dello sviluppo dei carpelli, e agiscono con i geni di classe B per determinare lo sviluppo degli stami. La mutazione di questi geni può produrre fiori mancanti di alcune parti o con alcune parti sostituite da altre.
- Coen, E. S., Meyerowitz, E. M. (1991). "The war of the whorls: Genetic interactions controlling flower development". *Nature* 353 (6339): 31–37. [doi:10.1038/353031a0](https://doi.org/10.1038/353031a0). PMID 1715520

